

# **Die Charakterisierung phototropher Schwefelbakterien- gemeinschaften in drei dimiktischen Seen Norddeutschlands**

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades  
Doktor der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

vorgelegt der  
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Universität Rostock



**Universität  
Rostock**



Traditio et Innovatio

von **Claudia M. Wranik**  
geboren am 02.05.1980 in Rostock

Rostock, im August 2014

**Gutachter:** Prof. Dr. Hendrik Schubert (Universität Rostock)  
PD Dr. habil. Uwe Selig (Projektträger Jülich, Rostock)  
Prof. Dr. Brigitte Nixdorf (Brandenburgische Technische Universität C-S)

**Tag der Einreichung:** 27. August 2014

**Tag der Disputation:** 19. Dezember 2014

# Inhaltsverzeichnis

<b><u>INHALTSVERZEICHNIS</u></b> .....	<b>I</b>
<b><u>ABBILDUNGSVERZEICHNIS</u></b> .....	<b>IV</b>
<b><u>TABELLENVERZEICHNIS</u></b> .....	<b>X</b>
<b><u>ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS</u></b> .....	<b>XII</b>
<b><u>1. EINLEITUNG</u></b> .....	<b>1</b>
<b><u>2. STAND DER FORSCHUNG</u></b> .....	<b>2</b>
<u>2.1 Taxonomie und Diversität der anaeroben phototrophen Schwefelbakterien</u> .....	2
<u>2.2 Verbreitung und Lebensräume anaerober phototropher Schwefelbakterien und deren historischer Nachweis (Paläolimnologie)</u> .....	4
<u>2.3 Physiologie und Nachweismethoden zur Identifizierung anaerober phototropher Schwefelbakterien</u> .....	5
<u>2.4 Räumliches und saisonales Auftreten phototropher Schwefelbakterien in Seen</u> .....	8
<u>2.5 Ökophysiologische Ansprüche - Licht, Schwefelwasserstoff und weitere Parameter</u> .....	10
<b><u>3. ZIELSTELLUNG &amp; HYPOTHESEN</u></b> .....	<b>16</b>
<b><u>4. MATERIAL &amp; METHODEN</u></b> .....	<b>17</b>
<u>4.1. Beschreibung der Untersuchungsgewässer</u> .....	17
<u>4.2. Beschreibung der Felduntersuchungen/-beprobung</u> .....	20
<u>4.3. Methoden der Messungen</u> .....	22
<u>4.3.1 Untersuchungen zum Unterwasserlichtklima und Primärproduktionsleistung phototropher Bakterien</u> .....	22
<u>4.3.2 Untersuchung der chemischen Parameter im Wasserkörper und Sediment</u> .....	23
<u>4.3.3 Pigmentuntersuchung im Wasserkörper und Sediment</u> .....	25

4.3.4 Molekulare Untersuchungen zur Diversität phototropher Schwefelbakterien.....	27
4.3.4.1 Catalyzed Reporter Deposition Fluorescence <i>in-situ</i> Hybridisation (CARD-FISH) .....	27
4.3.4.2 PCR, DGGE und Sequenzierung .....	29
<b>5. ERGEBNISSE &amp; DISKUSSION .....</b>	<b>33</b>
<b>5.1. Untersuchung des Nährstoff- und Sauerstoffhaushalts der Gewässer sowie das rezente Auftreten phototropher Bakterien .....</b>	<b>33</b>
5.1.1 Untersuchung der saisonalen Schichtung während der Sommerstagnation.....	33
5.1.2 Vertikale Untersuchung der Wassersäule während der Sommerstagnation .....	37
5.1.3 Charakterisierung der Mikrobenschicht und des Nährstoffgradienten innerhalb der Mikrobengemeinschaft .....	49
<b>5.2. Untersuchungen zum Unterwasserklima und Primärproduktionsleistung phototropher Bakterien .....</b>	<b>55</b>
<b>5.3. Molekulare Untersuchungen zur Diversität phototropher Schwefelbakterien .....</b>	<b>68</b>
5.3.1 Catalyzed Reporter Deposition Fluorescence <i>in-situ</i> Hybridisation (CARD-FISH) .....	68
5.3.2 PCR, DGGE und Sequenzierung.....	74
5.3.2.1 Polymerase Chain Reaction (PCR).....	74
5.3.2.2 Denaturierende Gradienten Gelelektrophorese (DGGE) .....	75
5.3.2.2.1 DGGE-Ergebnisse der Chromatiaceae.....	76
5.3.2.2.2 DGGE-Ergebnisse der Chlorobiaceae.....	80
5.3.2.2.3 Vergleich und Zusammenfassung der DGGE-Ergebnisse .....	85
5.3.2.3 Sequenzierung - Phylogenie .....	87
<b>5.4. Nachweis von phototrophen Schwefelbakterien in den Sedimenten.....</b>	<b>94</b>
5.4.1 Nachweis von bakteriellen und phytoplanktischen Pigmenten in den Sedimentkernen.....	94
5.4.1.1 Gültzsee .....	94
5.4.1.2 Dudinghausener See .....	100
5.4.1.3 Dagowsee.....	105
5.4.1.4 Zusammenfassung der Pigmentanalyse .....	108

<u>5.4.2 Nachweis der Metallgehalte in den Sedimentkernen</u> .....	111
<u>5.4.2.1 Zusammenfassung der Metallanalyse</u> .....	119
<b><u>6. ZUSAMMENFASSUNG</u></b> .....	<b>122</b>
<b><u>ANHANG</u></b> .....	<b>XV</b>
<u>Literaturverzeichnis</u> .....	XV
<u>Danksagung</u> .....	XXVIII
<u>Erklärung</u> .....	XXX
<u>Lebenslauf</u> .....	XXXI
<u>Publikationsliste</u> .....	XXXIII

## Abbildungsverzeichnis

<b>Abb. 1</b>	Diversität anaerober phototropher Schwefelbakterien auf morphologischer Ebene (Zeichnung erstellt nach Vorlage FUCHS & SCHLEGEL 2007).	<b>2</b>
<b>Abb. 2</b>	Stammbaum der Eubakterien mit den Gruppen, welche phototrophe Bakterien wie Schwefelpurpurbakterien (Chromatiaceae) und grüne Schwefelbakterien (Chlorobiaceae) enthalten (Grafik erstellt nach Vorlage FUCHS & SCHLEGEL 2007).	<b>3</b>
<b>Abb. 3</b>	Farbstreifen-Sandwatt bestehend aus 2 bis 20 millimetergroßen multigeschichteten Mikrobenmatten (grüne Schicht – Cyanobakterien, rosafarbene Schicht - Schwefelpurpurbakterien, schwarze Schicht – Sulfat reduzierende Bakterien)	<b>4</b>
<b>Abb. 4</b>	Diversität innerhalb der Farbgebung von Kulturen der Chlorobiaceae (von links: 1 - <i>Chlorobium phaeovibrioides</i> , 2 – <i>Prosthecochloris vibrioformis</i> , 4 – <i>Chlorobium phaeobacteroides</i> ) sowie Chromatiaceae (3 - <i>Thiococcus pfennigii</i> , 5 - <i>Amoebobacter purpureus</i> ).	<b>5</b>
<b>Abb. 5a</b>	DAPI-Fluoreszenz-Signal von <i>Chlorobium phaeovibrioides</i> (GSB532-Sonde).	<b>7</b>
<b>Abb. 5b</b>	Cy3-Fluoreszenz-Signal von <i>Chlorobium phaeovibrioides</i> (GSB532-Sonde).	<b>7</b>
<b>Abb. 5c</b>	DAPI-Fluoreszenz-Signal von <i>Thiococcus pfennigii</i> (CHR986-Sonde).	<b>7</b>
<b>Abb. 5d</b>	Cy3-Fluoreszenz-Signal von <i>Thiococcus pfennigii</i> (CHR986-Sonde).	<b>7</b>
<b>Abb. 6</b>	Modelle (I bis V) der vertikalen Verteilung der meta- und hypolimnischen phototrophen Gemeinschaft nach VILA et al. (1998); Gruppe 1 (eukaryotische Phytoplankter, Cyanobakterien), Gruppe 2 [Multicellular Filamentous Green Bacteria (MFGB), Chromatiaceae] und Gruppe 3 (grün- und braunpigmentierte Chlorobiaceae).	<b>10</b>
<b>Abb. 7</b>	Vertikale Verteilung der phototrophen Bakterienschicht im dimiktischen See zum Zeitpunkt der Sommerstagnation (Epi-, Meta- und Hypolimnion) in Abhängigkeit der entscheidenden ökophysiologischen Ansprüche [Lichtenergie, Schwefelwasserstoff (H <sub>2</sub> S)].	<b>11</b>
<b>Abb. 8</b>	Spektralfarben (Violett, Blau, Grün, Gelb, Orange und Rot) im sichtbaren Licht umfassen einen Wellenlängen-Bereich von ungefähr 380 bis 760 nm.	<b>12</b>
<b>Abb. 9</b>	Geografische Lage und Tiefenkarten vom Dudinghausener See (1), Gültzsee (2) und Dagowsee (3). Beprobungsstelle im See gekennzeichnet mit rotem Kreuz.	<b>18</b>
<b>Abb. 10</b>	Felduntersuchung/-beprobung [a – Feldmesssonde Torphil 406 zur Aufnahme der abiotischen Parameter (Remember eG, Deutschland), b – Wassers schöpfer (Fa. Limnos, 40 cm Höhe, Turku, Finnland), c – Mondseecorer zur Sedimententnahme (UWITEC, Mondsee, Österreich), d – Schneiden des Sedimentkernes im Labor, e – Schneiden des Sedimentkernes im Freiland, f – 1,5 m Sedimentkern aus dem Gültzsee].	<b>21</b>

<b>Abb. 11</b>	Jahresverlauf 2007 vom Temperaturgradient der Wassertiefe im Dudinghausener See (kM = keine Messung, Mai bis Juli Messung in 2 m-Auflösung, August bis November Auflösung in 1 m-Schritten).	<b>33</b>
<b>Abb. 12</b>	Jahresverlauf 2008 vom Temperaturgradient der Wassertiefe im Gültzsee (kM = keine Messung, Messung durchgängig in einer Auflösung von 1 m-Schritten).	<b>34</b>
<b>Abb. 13</b>	Jahresverlauf 2007 vom Sauerstoffgradient der Wassertiefe (schwarze Balken) und der Chlorobiaceae [schraffierte grüne Balken – Punktuelle Einzelbestimmung der Konzentration an Bacteriochlorophyll <i>e</i> ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) in ausgewählten Tiefen] im Dudinghausener See (kM = keine Messung, Mai bis Juli Sauerstoffmessung in 2 m-Auflösung, August bis November Auflösung in 1 m-Schritten).	<b>35</b>
<b>Abb. 14</b>	Jahresverlauf 2008 vom Sauerstoffgradient der Wassertiefe (schwarze Balken) und der Chlorobiaceae [schraffierte grüne Balken – Punktuelle Einzelbestimmung der Konzentration an Bacteriochlorophyll <i>e</i> ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) in ausgewählten Tiefen] im Gültzsee (kM = keine Messung, Sauerstoffmessung durchgängig in 1 m-Schritten).	<b>36</b>
<b>Abb. 15</b>	Temperatur, Sauerstoff sowie die Nährstoffkonzentrationen und Bakterienpigmente im vertikalen Gradienten des Dudinghausener Sees vom 29.08.2007 (Anorg N – anorganischer gelöster Stickstoff, SRP – gelöster reaktiver Phosphor, TP – Totalphosphor, POM – partikuläres organisches Material, Bchl – Bacteriochlorophyll, kM – keine Messung).	<b>38</b>
<b>Abb. 16</b>	Temperatur, Sauerstoff sowie die Nährstoffkonzentrationen und Bakterienpigmente im vertikalen Gradienten des Gültzsees vom 19.08.2008 (Erläuterung der Abkürzungen siehe Abb. 15).	<b>38</b>
<b>Abb. 17</b>	Temperatur, Sauerstoff sowie die Nährstoffkonzentrationen und Bakterienpigmente im vertikalen Gradienten des Dagowsees vom 13.09.2007 (Erläuterung der Abkürzungen siehe Abb. 15).	<b>39</b>
<b>Abb. 18</b>	Messung der Pigmentgehalte des Phytoplanktons in den Tiefen 0,5 m; 2 m; 4 m; 6 m; 8 m; 10 m; 11 m und 12 m des Dudinghausener Sees vom 29.08.2007.	<b>43</b>
<b>Abb. 19</b>	Messung der Pigmentgehalte des Phytoplanktons in den Tiefen 0,5 m; 2 m; 4 m; 6 m; 8 m; 9 m; 10 m und 12 m des Gültzsees vom 19.08.2008.	<b>44</b>
<b>Abb. 20</b>	Messung der Pigmentgehalte des Phytoplanktons in den Tiefen 0,5 m; 2 m; 4 m; 7 m und 8 m des Dagowsees vom 13.09.2007.	<b>44</b>
<b>Abb. 21</b>	Untersuchungen des vertikalen Gradienten in einer Auflösung von 5 cm (Sulfid, Anorg N – anorganischer gelöster Stickstoff, SRP – gelöster reaktiver Phosphor) bzw. 10 cm (PP – partikuläres Phosphat, oTM – organische Trockenmasse, Okenon, Bchl <i>e</i> – Bacteriochlorophyll <i>e</i> ) im Tiefenbereich von 8,82 bis 10,02 m am 14.08.2007 im Dudinghausener See.	<b>50</b>

<b>Abb. 22</b>	Untersuchungen des vertikalen Gradienten in einer Auflösung von 5 cm (Sulfid, Anorg N – anorganischer Stickstoff, SRP – gelöster reaktiver Phosphor) bzw. 10 cm (PP – partikuläres Phosphat, oTM – organische Trockenmasse, Okenon, Bchl e – Bacteriochlorophyll e) im Tiefenbereich von 9,43 bis 10,63 m am 09.09.2008 im Gültzsee.	<b>50</b>
<b>Abb. 23</b>	Untersuchungen des vertikalen Gradienten in einer Auflösung von 5 cm (Sulfid, Anorg N – anorganischer Stickstoff, SRP – gelöster reaktiver Phosphor) bzw. 10 cm (PP – partikuläres Phosphat, oTM – organische Trockenmasse, Okenon, Bchl d – Bacteriochlorophyll d, Bchl e – Bacteriochlorophyll e) im Tiefenbereich von 6,63 bis 7,83 m am 13.09.2007 im Dagowsee.	<b>51</b>
<b>Abb. 24</b>	Sichttiefe (SD in m), euphotische Zone ( $Z_{eu}$ in m) und Chlorophyll a-Konzentration (Chl a in $\mu\text{g l}^{-1}$ in 0,5 m Tiefe, kM – keine Messung) im Jahresverlauf des Dudinghausener Sees (2007) und des Gültzsees (2008).	<b>55</b>
<b>Abb. 25</b>	Unterwasserlichtspektren ( $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{nm}^{-1}$ ) verschiedener Tiefenhorizonte ( $I_0$ - Oberfläche, 2 m, 6 m und 10 m) des Gültzsees zu drei verschiedenen Tagessituationen – Messung 13.08.2008 [10.04 Uhr bei voller Sonne (5/8), 11.04 Uhr bei Cumulus Wolkenwechsel (6/8), 7.34 Uhr bei Wolken am Himmel (8/8)].	<b>57</b>
<b>Abb. 26</b>	Wellenlängenspektrum als Anteil vom Oberflächenlicht (%) des Dudinghausener Sees (DUD – 29.08.2008), Gültzsees (GÜL – 13.08.2008) und Dagowsees (DAG – 13.09.2007) bezogen auf die Wassertiefe der Bakteriensicht.	<b>57</b>
<b>Abb. 27</b>	Anteil der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR in %) in Abhängigkeit von der Wassertiefe für alle drei untersuchten Seen. Eingezeichnet sind die untere Grenze der euphotischen Zone (1 % Lichtintensität berechnet aus der Sichttiefe) sowie die jeweilige phototrophe Bakteriensicht.	<b>60</b>
<b>Abb. 28</b>	Absorptionsspektren [ $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] angereicherter Bakteriensuspensionen aus 9 m, 10 m und 11 m Wassertiefe des Gültzsees im Vergleich zum vorliegenden Wellenlängenspektrum ( $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{nm}^{-1}$ ) aus 9 m Tiefe.	<b>67</b>
<b>Abb. 29</b>	Mittelwerte der mikrobiellen Abundanz ( $n=3$ ; Zellen* $10^6$ Bakterien $\text{ml}^{-1}$ ) von Gesamtzellzahl (DAPI), Bakterien (EUB338), Chromatiaceae (CHR986 – Primärachse) und Chlorobiaceae (GSB532 – Sekundärachse) in mehreren Wassertiefen vom Dudinghausener See (DUD – 26.8.2008), Gültzsee (GÜL – 9.9.2008) und Dagowsee (DAG – 5.8.2008) mit Standardabweichung (SD*).	<b>69</b>
<b>Abb. 30 a-h</b>	CARD-FISH-Analyse – Chromatiaceae (CHR-Sonde = Bild a, c) und Chlorobiaceae (GSB-Sonde = Bild e, g) sowie DAPI-Zählung (Bild b, d, f, h) vom Dagowsee (1000er Vergrößerung).	<b>70</b>
<b>Abb. 31</b>	Größenklassenverhältnisse von Chromatiaceae (CHR986) in zwei ausgewählten Wassertiefen vom Dudinghausener See (DUD 26.8.2008; 8,61 m/9,25 m), Gültzsee (GÜL 9.9.2008; 9,61 m/10,25 m) und Dagowsee (DAG 5.8.2008; 6,66 m/7,30 m).	



	Einteilung in Größenklassen I – 6,5 bis 32,5 µm; II – 39 bis 65 µm; III – 71,5 bis 97,5 µm; IV – 104 bis 130 µm.	71
<b>Abb. 32</b>	Größenklassenverhältnisse von Chlorobiaceae (GSB532) in zwei Wassertiefen vom Dudinghausener See (DUD 26.8.2008; 8,61 m/9,25 m), Gültzsee (GÜL 9.9.2008; 9,61 m/10,25 m) und Dagowsee (DAG 5.8.2008; 6,66 m/7,30 m). Einteilung in Größenklassen I – 6,5 µm; II – 9,75 µm; III – 13 µm; IV – 16,3 µm; V – 19,5 µm; VI – 22,8 µm; VII – 26 µm.	72
<b>Abb. 33</b>	Anteil der Bakterienpigmente Okenon (Chromatiaceae) und Bacteriochlorophyll <i>a</i> (Bchl <i>a</i> – Chlorobiaceae) im Verhältnis zur Bakterienabundanz bezogen auf die unterschiedlichen Wassertiefen vom Gültzsee (GÜL – 9.9.2008).	73
<b>Abb. 34</b>	PCR-Produkte der Chromatiaceae von Schöpferproben aus Dagowsee (DAG – 05.08.2008), Gültzsee (GÜL – 09.09.2008) und Dudinghausener See (DUD – 26.08.2008).	74
<b>Abb. 35</b>	PCR-Produkte der Chlorobiaceae von Schöpferproben aus Dagowsee (DAG – 05.08.2008), Gültzsee (GÜL – 09.09.2008) und Dudinghausener See (DUD – 26.08.2008).	75
<b>Abb. 36</b>	DGGE der Chromatiaceae und Chlorobiaceae unterschiedlicher Wassertiefen aus der Bakterienschicht vom Dudinghausener See (DUD – 26.08.2008), Gültzsee (GÜL – 09.09.2008) und Dagowsee (DAG – 05.08.2008). Laufrichtung des Gels von links nach rechts.	75
<b>Abb. 37</b>	Clusteranalyse der Chromatiaceae in unterschiedlichen Wassertiefen (Proben im Wasserschöpfer) vom Gültzsee (GÜL – 09.09.2008), Dudinghausener See (DUD – 26.08.2008) und Dagowsee (DAG – 05.08.2008).	76
<b>Abb. 38</b>	Chromatiaceae (Zahl an Phylotypen und deren Bandenintensität) diverser Wassertiefen aus dem Dudinghausener See (DUD – 26.08.2008). Anzahl der Banden in rot dargestellt.	77
<b>Abb. 39</b>	Chromatiaceae (Zahl an Phylotypen und deren Bandenintensität) diverser Wassertiefen aus dem Gültzsee (GÜL – 09.09.2008). Anzahl der Banden in rot dargestellt.	77
<b>Abb. 40</b>	Chromatiaceae (Zahl an Phylotypen und deren Bandenintensität) diverser Wassertiefen aus dem Dagowsee (DAG – 05.08.2008). Anzahl der Banden in rot dargestellt.	78
<b>Abb. 41</b>	Clusteranalyse der Chlorobiaceae in unterschiedlichen Wassertiefen (Proben im Wasserschöpfer) vom Dudinghausener See (DUD – 26.08.2008), Gültzsee (GÜL – 09.09.2008) und Dagowsee (DAG – 05.08.2008).	81
<b>Abb. 42</b>	Chlorobiaceae (Zahl an Phylotypen und deren Bandenintensität) diverser Wassertiefen aus dem Dudinghausener See (DUD). Anzahl der Banden in rot dargestellt.	81
<b>Abb. 43</b>	Chlorobiaceae (Zahl an Phylotypen und deren Bandenintensität) diverser Wassertiefen aus dem Gültzsee (GÜL). Anzahl der Banden in rot dargestellt.	82

<b>Abb. 44</b>	Chlorobiaceae (Zahl an Phylotypen und deren Bandenintensität) diverser Wassertiefen aus dem Dagowsee (DAG). Anzahl der Banden in rot dargestellt.	<b>82</b>
<b>Abb. 45</b>	Clusteranalyse der Chlorobiaceae (basierend auf der Bandenintensität) in unterschiedlichen Wassertiefen (Proben im Wasserschöpfer) vom Dagowsee (DAG – 05.08.2008), Dudinghausener See (DUD – 26.08.2008) und Gültzsee (GÜL – 09.09.2008).	<b>84</b>
<b>Abb. 46</b>	Phylogenetischer Baum basierend auf den Ergebnissen der partiellen 16S rDNA-Sequenzierung von DGGE-Banden der Chromatiaceae. Berechnung nach Maximum-Likelihood-Methode im Vergleich zur NCBI-Datenbank (Accessionsnummer zu jeder Sequenz). Die Chlorobiaceae dienen als Außengruppe. Der Maßstrich entspricht 1 Veränderung pro 100 Nucleotidpositionen.	<b>88</b>
<b>Abb. 47</b>	Phylogenetischer Baum basierend auf den Ergebnissen der partiellen 16S rDNA-Sequenzierung von DGGE-Banden der Chlorobiaceae. Berechnung nach der Maximum-Likelihood-Methode im Vergleich zur NCBI-Datenbank (Accessionsnummer zu jeder Sequenz). Die Chromatiaceae dienen als Außengruppe. Der Maßstrich entspricht 1 Veränderung pro 100 Nucleotidpositionen.	<b>90</b>
<b>Abb. 48</b>	Mikroskopaufnahme einer Wasserprobe aus der Schwefelbakteriensicht vom Dudinghausener See 29.08.2007, welches die Artenvielfalt widerspiegelt (a – 100er Vergrößerung) und den Nachweis von <i>Pelochromatium roseum</i> erbringt (b – 1000er Vergrößerung).	<b>93</b>
<b>Abb. 49</b>	Pigmente in $\mu\text{g mg}^{-1}$ TM vom Phytoplankton und phototrophen Bakterien (Okenon, Bchl e) im Sedimentkern vom Gültzsee 15.7.2008. Sekundärachse zeigt die Altersdatierung des Kerns nach SELIG et al. (2009).	<b>95</b>
<b>Abb. 50 a-f</b>	Korrelation zwischen den Pigmenten der Cyanobakterien (Zeaxanthin und Echinenon) sowie Lutein (Grünalgen) und den Bakterienpigmenten (Okenon und Bchl e) vom Gültzsee 15.07.2008.	<b>99</b>
<b>Abb. 51</b>	Pigmente in $\mu\text{g mg}^{-1}$ TM vom Phytoplankton und phototrophen Bakterien (Okenon, Bchl e) im Sedimentkern vom Dudinghausener See 2001. Sekundärachse zeigt die Altersdatierung des Kerns nach HÜBENER et al. (2002). Fehlender Probenwert bei 25,5 cm, 30,5 cm und 36,5 cm.	<b>101</b>
<b>Abb. 52</b>	Verhältnis Eistage gegenüber den Bakterienpigmenten Okenon und Bchl e in $\mu\text{g mg}^{-1}$ TM im Sedimentkern vom Dudinghausener See 2001. Sekundärachse zeigt die Altersdatierung des Kerns nach HÜBENER et al. (2002). Fehlender Probenwert bei 25,5 cm [Quelle der Eistage von der Station Barth (Hafen und Umgebung): Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie Hamburg, Rostock (BSH) – Eisdienst].	<b>103</b>
<b>Abb. 53</b>	Pigmente in $\mu\text{g mg}^{-1}$ TM vom Phytoplankton und phototrophen Bakterien (Okenon, Bchl d und e) im Sedimentkern vom Dagowsee 13.09.2007. Sekundärachse zeigt die Zeitachse laut Quecksilber-Datierung (mündliche Mitteilung LEIPE 2008).	<b>106</b>

---

<b>Abb. 54</b>	Ausgewählte Schwermetalle in $\text{mg kg}^{-1}$ TM aus dem Sedimentkern vom Gültzsee 15.07.2008. Sekundärachse zeigt die Altersdatierung des Kerns nach SELIG et al. (2009).	<b>112</b>
<b>Abb. 55</b>	Prozentuale Anteile der organischen Trockenmasse (oTM) sowie einzelner Elemente aus dem langen Sedimentkern vom Gültzsee 15.07.2008 [Fe/Mn – Eisen/Mangan-Ratio, Fe/Ca – Eisen/Kalzium-Ratio]. Sekundärachse zeigt die Altersdatierung des Kerns nach SELIG et al. (2009).	<b>113</b>
<b>Abb. 56</b>	Ausgewählte gewogene Elemente sowie Schwermetalle in $\text{mg kg}^{-1}$ TM aus dem Sedimentkern vom Dudinghausener See 2000. Sekundärachse zeigt die Altersdatierung des Kerns (Datenquelle HÜBENER et al. 2002).	<b>115</b>
<b>Abb. 57</b>	Prozentuale Anteile vom Gesamt-Kohlenstoff (C ges) sowie einzelner Elemente aus dem langen Sedimentkern vom Dudinghausener See 2000 (DREBLER et al. 2007) [Fe/Mn – Eisen/Mangan-Ratio, Fe/Ca – Eisen/Kalzium-Ratio]. Sekundärachse zeigt die Altersdatierung des Kerns nach HÜBENER et al. (2002).	<b>117</b>
<b>Abb. 58</b>	Ausgewählte gewogene Elemente sowie Schwermetalle in $\text{mg kg}^{-1}$ TM aus dem Kurzkern vom Dagowsee 5.12.2006. Sekundärachse zeigt die Zeitachse laut Quecksilber-Datierung (mündliche Mitteilung LEIPE 2008).	<b>118</b>
<b>Abb. 59</b>	Prozentuale Anteile von organischer Trockenmasse (oTM) sowie einzelner Elemente aus dem Kurzkern vom Dagowsee 5.12.2006 [Fe/Mn – Eisen/Mangan-Ratio, Fe/Ca – Eisen/Kalzium-Ratio]. Sekundärachse zeigt die Zeitachse laut Quecksilber-Datierung (mündliche Mitteilung LEIPE 2008).	<b>119</b>

## Tabellenverzeichnis

<b>Tab. 1</b>	Bisherige Veröffentlichungen von Untersuchungen phototropher Mikrobengemeinschaften in dimiktischen Seen Norddeutschlands.	<b>8</b>
<b>Tab. 2</b>	Morphometrische und limnologische Charakteristiken vom Dudinghausener See, Gültzsee und Dagowsee. SRP, TP, Chlorophyll a – Sommermittelwerte (Juni-September) eigenständiger Beprobungen vom Dudinghausener See 2007 und Gültzsee 2008; <sup>1*</sup> Ministerium für Landwirtschaft, Umwelt und Verbraucherschutz Mecklenburg-Vorpommern; <sup>2*</sup> DREBLER et al. 2007, <sup>3*</sup> CASPER et al. 2009; <sup>4*</sup> Beprobung im Dagowsee am 05.08.2008.	<b>19</b>
<b>Tab. 3</b>	Saisonales Messprogramm zur Untersuchung phototropher Mikrobengemeinschaften im Dudinghausener See 2007 und Gültzsee 2008.	<b>20</b>
<b>Tab. 4</b>	Berechnungsformeln [ $I_z$ – Lichtintensität in der Wassertiefe $z$ , $I_0$ – Lichtintensität des eingestrahltten Lichtes an der Wasseroberfläche, $P_{\max}$ – maximale Photosyntheserate, $\alpha$ – photosynthetische Effizienz, $\beta$ – Parameter für Photoinhibition].	<b>23</b>
<b>Tab. 5</b>	Chemische Parameter im Wasserkörper.	<b>24</b>
<b>Tab. 6</b>	Chemische Parameter im Sediment.	<b>24</b>
<b>Tab. 7</b>	Verwendete Oligonukleotidsonden für die Detektion des 16S rRNA Genes und die jeweils zu verwendende Stringenz. CHR986 wurde als PCR-Primer entwickelt, kann aber revers komplementär als Sonde benutzt werden.	<b>28</b>
<b>Tab. 8</b>	PCR-Primer, die zur Amplifizierung des 16S rRNA Genes von Chromatiaceae und Chlorobiaceae verwendet wurden ( <i>f</i> forward, <i>r</i> reverse, <i>T</i> Temperatur).	<b>30</b>
<b>Tab. 9</b>	PCR-Programm am Thermocycler für die spezifische Amplifikation des 16S rRNA Genes der phototrophen Bakteriengruppen.	<b>30</b>
<b>Tab. 10</b>	Stammlösungen für das Gradientengel.	<b>31</b>
<b>Tab. 11</b>	Entwicklung der Chromatiaceae im Hypolimnion vom Dudinghausener See 2007 und Gültzsee 2008 anhand der Konzentration an Okenon in $\mu\text{g l}^{-1}$ (Punktuelle Bestimmung – kM = keine Messung).	<b>36</b>
<b>Tab. 12</b>	Pigmentanteil ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) der Chromatiaceae (Okenon) und Chlorobiaceae [grün-pigmentiert (Bchl d) und braun-pigmentiert (Bchl e)] entsprechender Tiefen im Dudinghausener See 29.08.2007, Gültzsee 19.08.2008 und Dagowsee 13.09.2007 sowie von den Jahren 1995, 1996, 1998 und 1999 im Vergleich [ <sup>1</sup> OVERMANN et al. 1998, <sup>2</sup> GLAESER & OVERMANN 2003, 1995/1996/1998 – wurde das Bchl d+e-Verhältnis bestimmt, kM – keine Messung erfolgt, kN – Peak nicht identifizierbar und somit kein Nachweis möglich].	<b>41</b>
<b>Tab. 13</b>	Maxima der Pigmentkonzentration metalimnischer phototropher Gemeinschaften [Cyanobakterien und eukaryotische Phytoplankter (Chl a), Chromatiaceae (Okenon und Bchl a), grün-pigmentierte Chlorobiaceae (Bchl d), braun-pigmentierte Chlorobiaceae (Bchl e)] entsprechender Tiefen im Dudinghausener See, Gültzsee, Dagowsee, Vechten (Niederlande – STEENBERGEN & KORTHALS 1982) und 7 amerikanischen Seen (VILA et al. 1998); (Chl - Chlorophyll, Bchl - Bacteriochlorophyll).	<b>43</b>

<b>Tab. 14</b>	Saisonale Tiefenentwicklung (Juni-Oktober in 6 bis 12 m Tiefe) der Cyanobakterien und eukaryotischen Phytoplankter (Chlorophyll a – Chl a), Chromatiaceae (Okenon) und Chlorobiaceae (Bacteriochlorophyll e – Bchl e) im Gültzsee 2008 anhand der Pigmentkonzentration in $\mu\text{g l}^{-1}$ . Darauf basierende Zuordnung zum Modelltyp nach VILA et al. (1998). Konzentrationsmaxima fettgedruckt. Leere Spalte - keine Messung erfolgt.	<b>47</b>
<b>Tab. 15</b>	Vergleich der Konzentrationen vom anorganischen gelösten Stickstoff (Anorg N in $\mu\text{g l}^{-1}$ ) und gelösten reaktiven Phosphor (SRP in $\mu\text{g l}^{-1}$ ) im Dudinghausener See 2007 sowie im Gültzsee 2008.	<b>49</b>
<b>Tab. 16</b>	Vergleich aller Pigmentanteile ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) vom Gesamtprofil und der feinskaligen Auflösung im Dagowsee 13.09.2007; Bchl – Bacteriochlorophyll.	<b>54</b>
<b>Tab. 17</b>	Vergleich aller maximalen Pigmentkonzentrationen ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) vom Gesamtprofil und der feinskaligen Auflösung im Gültzsee, Dudinghausener See und Dagowsee; Bchl - Bacteriochlorophyll.	<b>54</b>
<b>Tab. 18</b>	Monatsmittel der täglichen Lichtdosis [ $\text{mol Photonen m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ] von entscheidenden Horizonten aller drei Seen über den Zeitraum der phototrophen Bakterien; ab <i>Oktober*</i> konnten keine Bakterien mehr beobachtet werden.	<b>62</b>
<b>Tab. 19</b>	Maximale Photonenflussdichte eines Tages [ $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] der Horizonte mit phototrophen Bakterien in allen drei Seen über den Zeitraum ihres Vorkommens.	<b>65</b>
<b>Tab. 20</b>	Photosyntheseparameter der jeweils aufkonzentrierten Bakterien-suspension aus 9 m, 10 m und 11 m Tiefe vom Gültzsee [ $P_{\max}$ (rETR), $\alpha/\beta$ (rETR ( $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) $^{-1}$ ), $I_k$ -Wert ( $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )].	<b>65</b>
<b>Tab. 21</b>	Parameter zur Ähnlichkeit der Chromatiaceae und Chlorobiaceae vom Dudinghausener See (DUD – 26.08.2008), Gültzsee (GÜL – 09.09.2008) und Dagowsee (DAG – 05.08.2008) – maximale Anzahl der Phylotypen; Phylotypenanzahl aus oberer, mittlerer und unterer Wassertiefe; dominante Phylotypen; fehlende Phylotypen; Phylotypen höchster Bandenintensität; Vergleich der Phylotypen höchster Bandenintensität eines Sees mit den Phylotypen der anderen Seen; Ähnlichkeit [%] zwischen den Seen.	<b>86</b>
<b>Tab. 22</b>	Nachgewiesene Gattungen/Arten durch Mikroskopie und Sequenzierung (Angaben der sequenzierten Banden) im Dudinghausener See (DUD), Gültzsee (GÜL) und Dagowsee (DAG).	<b>93</b>
<b>Tab. 23</b>	Sonnenscheindauer (Stunden) und Niederschlagshöhe (mm) in Deutschland für die Jahre 1976-79 (Quelle Deutscher Wetterdienst).	<b>100</b>
<b>Tab. 24</b>	Konzentration in $\mu\text{g mg}^{-1}$ TM an Okenon, Bchl d und e an der Sedimentoberfläche im Gültzsee 2008, Dudinghausener See 2001 und Dagowsee 2007.	<b>109</b>
<b>Tab. 25</b>	Okenonkonzentration in $\mu\text{g mg}^{-1}$ TM für ausgewählte Sedimenttiefen mit Jahresdatierung im Gültzsee, Dudinghausener See und Dagowsee. Bestimmungsgrenze (LOQ) wurde fettgedruckt.	<b>109</b>
<b>Tab. 26</b>	Konzentration von Bchl e in $\mu\text{g mg}^{-1}$ TM für ausgewählte Sedimenttiefen mit Jahresdatierung im Gültzsee, Dudinghausener See und Dagowsee. Bestimmungsgrenze (LOQ) wurde fettgedruckt.	<b>110</b>

# Abkürzungsverzeichnis

<b><math>\alpha</math></b>	Alpha – photosynthetische Effizienz
<b>Abb.</b>	Abbildung
<b>Abso-Spektrum</b>	Absorptionsspektrum
<b>AD</b>	Anno Domini (nach Geburt Christi)
<b>Anorg N</b>	anorganischer gelöster Stickstoff
<b>APS</b>	Ammoniumpersulfat
<b><math>\beta</math></b>	Beta – Parameter für Photoinhibition
<b>Bchl</b>	Bacteriochlorophyll
<b>Bchl a</b>	Bacteriochlorophyll a
<b>Bchl d</b>	Bacteriochlorophyll d
<b>Bchl e</b>	Bacteriochlorophyll e
<b>bp</b>	Basenpaare
<b>BSH</b>	Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie
<b>bzw.</b>	beziehungsweise
<b>°C</b>	Grad Celsius
<b>C<sub>ges</sub></b>	Gesamt-Kohlenstoff
<b>Ca</b>	Kalzium
<b>ca.</b>	circa
<b>CARD-FISH</b>	Catalyzed Reporter Deposition Fluorescence in-situ Hybridisation
<b>cf.</b>	collectio formarum (lateinisch für Formenkreis als Hinweis auf nicht sicher bestimmte Taxa)
<b>cm</b>	Zentimeter
<b>Chl</b>	Chlorophyll
<b>Chl a</b>	Chlorophyll a
<b>CHR986</b>	Oligonukleotidsonde für Chromatiaceae
<b>CHR986f</b>	forward Primer für Chromatiaceae
<b>CO<sub>2</sub></b>	Kohlenstoffdioxid
<b>Cs</b>	Cäsium
<b>d</b>	Tag
<b>DAG</b>	Dagowsee
<b>DAPI</b>	Fluoreszenzfarbstoff 4,6-Diamidino-2-phenylindoldihydrochlorid
<b>ddH<sub>2</sub>O</b>	doppelt destilliertes Wasser
<b>DDR</b>	Deutsche Demokratische Republik
<b>dest.</b>	destilliert
<b>DGGE</b>	Denaturierende Gradienten Gel Elektrophorese
<b>d.h.</b>	das heißt
<b>DMF</b>	N,N-Dimethylformamid
<b>DNA</b>	Desoxyribonukleinsäure (Desoxyribonucleic acid)
<b>dNTPs</b>	Desoxyribonukleosidtriphosphate
<b>DOC</b>	gelöster organischer Kohlenstoff
<b>DUD</b>	Dudinghausener See
<b>et al.</b>	et alii (lateinisch für ‘und andere’)
<b>etc.</b>	et cetera
<b>EUB</b>	Eubakterien
<b>EUB338</b>	Eubakterien-Sonde EUB338
<b>e.V.</b>	eingetragener Verein
<b><math>\Delta F</math></b>	variable Fluoreszenzabstrahlung unter Umgebungslicht ( $F_m'$ - $F_t$ )
<b><math>F_m'</math></b>	maximal induzierte Fluoreszenz unter Umgebungslichtbedingungen
<b><math>F_t</math></b>	Fluoreszenz unter Umgebungslicht

---

<b>Fa. Limnos</b>	Firma Limnos
<b>Fe</b>	Eisen
<b>FISH</b>	Fluoreszenz in-situ Hybridisierung
<b>FITC</b>	Fluorescein-5-isothiocyanate
<b>g</b>	Gramm
<b>GC-Gehalt</b>	Anteil der DNA-Basen Guanin und Cytosin an der Gesamtheit der Basen
<b>GC341f</b>	forward Primer für Chlorobiaceae
<b>GC1392r</b>	reverse Primer für Chromatiaceae
<b>GPS</b>	Global Positioning System (satellitengestütztes Navigationssystem)
<b>GSB532</b>	Oligonukleotidsonde für Chlorobiaceae
<b>GÜL</b>	Gültzsee
<b>h</b>	Stunde
<b>ha</b>	Hektar
<b>HCl</b>	Salzsäure
<b>H<sub>2</sub>O</b>	Wasser
<b>HPLC</b>	High Pressure Liquid Chromatografie
<b>H<sub>2</sub>S</b>	Schwefelwasserstoff
<b>Hrsg.</b>	Herausgeber
<b>I<sub>c</sub></b>	Lichtkompensationspunkt
<b>I<sub>k</sub></b>	Lichtsättigungspunkt
<b>I<sub>o</sub></b>	Lichtintensität des eingestrahnten Lichtes an der Wasseroberfläche
<b>I<sub>z</sub></b>	Lichtintensität in der Wassertiefe z
<b>i.A.</b>	im Auftrag
<b>ICP-AES</b>	Atomemissionspektroskopie mit induktiv gekoppeltem Plasma
<b>k<sub>PAR</sub></b>	Attenuationskoeffizient für die photosynthetisch aktive Strahlung
<b>kg</b>	Kilogramm
<b>km</b>	Kilometer
<b>kM</b>	keine Messung
<b>km<sup>2</sup></b>	Quadratkilometer
<b>kN</b>	Peak nicht identifizierbar und somit kein Nachweis möglich
<b>l</b>	Liter
<b>LOD</b>	Nachweisgrenze (Limit of detection)
<b>LOQ</b>	Bestimmungsgrenze (Limit of quantification)
<b>m</b>	Meter
<b>M</b>	molare (Beispiel: 0,01 M Salzsäure)
<b>m<sup>2</sup></b>	Quadratmeter
<b>MFGB</b>	Multicellular Filamentous Green Bacteria
<b>mg</b>	Milligramm
<b>MgCl<sub>2</sub></b>	Magnesiumchlorid
<b>Mio</b>	Millionen
<b>ml</b>	Milliliter
<b>mm</b>	Millimeter
<b>Mn</b>	Mangan
<b>mol</b>	Mol
<b>M-V</b>	Mecklenburg-Vorpommern
<b>n</b>	Anzahl
<b>Na-Acetat</b>	Natriumacetat
<b>NCBI</b>	National Center for Biotechnology Information
<b>ng</b>	Nanogramm
<b>NIR</b>	Infrarot
<b>nm</b>	Nanometer
<b>NON EUB</b>	nicht spezifisch bindende Eubakterien-Sonde

---

<b>N:P-Verhältnis</b>	Stickstoff:Phosphor-Verhältnis
<b>oTM</b>	organische Trockenmasse
<b>P</b>	Phosphor
<b>P<sub>max</sub></b>	maximale Photosyntheserate
<b>PAM</b>	Pulsamplitudenmodulations-Chlorophyllfluorometer
<b>PAR</b>	Photosynthetisch active Strahlung (Photosynthetically Active Radiation)
<b>Pb</b>	Blei
<b>PBS</b>	Phosphatgepufferte Salzlösung (phosphate buffered saline)
<b>PCA</b>	2-Faktoren-Analyse (Chapin et al. 2004)
<b>PCR</b>	Polymerase Kettenreaktion (Polymerase Chain Reaction)
<b>PEG</b>	Polyethylenglycol
<b>persönl.</b>	persönliche
<b>PHB</b>	Poly-β-hydroxybutyrate
<b>pH</b>	Maß für den sauren oder basischen Charakter einer wässrigen Lösung
<b>pmol</b>	Pikomol
<b>POM</b>	partikuläres organisches Material
<b>PP</b>	partikulärer Phosphor
<b>PPFD</b>	Photosynthetische Photonenflussdichte [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ]
<b>PSI</b>	Photosystem I
<b>%</b>	Prozent
<b>r</b>	Korrelationskoeffizient
<b>rETR</b>	Relative Elektronentransportrate ( $\text{PPFD} \cdot \Delta F/F_m'$ )
<b>RNA</b>	ribosomale Ribonukleinsäure
<b>s</b>	Sekunde
<b>SD</b>	Sichttiefe
<b>SD*</b>	Standardabweichung
<b>sp.</b>	species (Art)
<b>spp.</b>	subspecies (Unterarten einer Art)
<b>sp. nov.</b>	species nova (neue Art)
<b>SRP</b>	gelöster reaktiver Phosphor
<b>STM</b>	Sestontrockenmasse
<b>μEinstein</b>	MikroEinstein
<b>μg</b>	Mikrogramm
<b>μl</b>	Mikroliter
<b>μm</b>	Mikrometer
<b>μmol</b>	Mikromol
<b>T</b>	Temperatur
<b>Tab.</b>	Tabelle
<b>TAE</b>	Tris-Acetat-Ethylendiamintetraessigsäure-Puffer (Tris-Acetat-EDTA-Puffer)
<b>TE</b>	Tris-Ethylendiamintetraessigsäure-Puffer (Tris-EDTA-Puffer)
<b>TEMED</b>	Tetramethylethylendiamin
<b>TM</b>	Trockenmasse
<b>TOC</b>	gesamter organischer Kohlenstoff
<b>TP</b>	Gesamtposphor
<b>u.a.</b>	unter anderem
<b>USA</b>	United States of America (Vereinigte Staaten)
<b>UV</b>	Ultraviolett
<b>var.</b>	Varietät (Beispiel <i>Fragilaria construens</i> var. <i>construens</i> )
<b>Yield</b>	$\Delta F/F_m'$
<b>z</b>	Wassertiefe
<b>z<sub>eu</sub></b>	durchlichtete Gewässerschicht ( $z_{eu}=2,5 \cdot SD$ )
<b>z.B.</b>	zum Beispiel



## 1 Einleitung

Die ökologische Rolle anaerober phototropher Schwefelbakterien für aquatische Systeme gewann in den letzten Jahren für die Wissenschaft zunehmend an Interesse. Ursache dafür waren die verbesserten Möglichkeiten zur Identifikation dieser Organismengruppe und, unmittelbar damit verbunden, die Verfügbarkeit von quantitativen Daten zum Auftreten derselben in aquatischen Systemen (VILA et al. 1998, SELIG et al. 2004, CASAMAYOR et al. 2008). Mit dem Nachweis dieser Organismen rückte die Frage nach der ökologischen Rolle dieser Bakterien in den Fokus der wissenschaftlichen Untersuchungen. So wurde ihre Fähigkeit der Bildung von Speicherstoffen [Polyphosphate (SELIG et al. 2004, GLOESS et al. 2008), extrazelluläre Schwefelkugeln (NICOLSON & SCHMIDT 1971)] entdeckt und die Abhängigkeit ihres Auftretens von der Trophieentwicklung der Seen (RÜCKER 1997) dokumentiert.

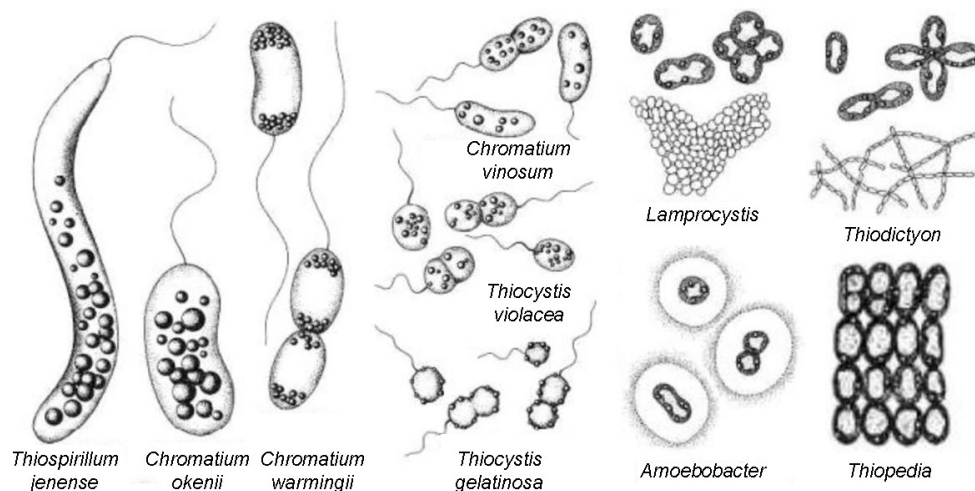
Basierend auf diesem Wissensstand stehen in der vorliegenden Promotionsarbeit phototrophe Schwefelbakteriengemeinschaften im Mittelpunkt, welche in dimiktischen Seen unter mesotrophen bis schwach eutrophen Verhältnissen im anoxischen Hypolimnion auftreten. Die Kenntnisse zu diesen Mikroben in dimiktischen Seen Deutschlands sind bisweilen noch sehr gering, insbesondere was ihre Diversität und Abhängigkeit von Licht- und Nährstoffangebot betrifft. Aufgrund der Eutrophierung vieler Seen und der dadurch bedingten Lichtlimitation sind diese Gemeinschaften nur in wenigen Seen zu finden. So konnte in Mecklenburg-Vorpommern bisher lediglich in zwei Seen ein rezentes Vorkommen phototropher Schwefelbakterien nachgewiesen werden (SELIG et al. 2004) und das, obwohl sie als typische Mikrobengemeinschaft mesotropher Seen gelten (ZÜLLIG & RHEINECK 1985). Diese Bakterien sind im vertikalen Gradienten eines Sees nur in Wasserschichten anzutreffen, in denen sowohl Licht als auch Schwefelwasserstoff für die Photosynthese zur Verfügung stehen. Zudem besitzen sie eine spezielle Pigmentzusammensetzung, die eine pigmentbasierte Differenzierung zum Phytoplankton der Seen erlaubt. Untersuchungen zu phototrophen Bakterien in dimiktischen Seen liegen bisher kaum vor. Infolgedessen können bislang nur unzureichende Aussagen über die ökologische Bedeutung dieser Organismengruppe, insbesondere für den Stoffkreislauf von Seen, getroffen werden.

In der hier vorliegenden Arbeit wurden erstmalig vergleichende Untersuchungen an drei dimiktischen Seen durchgeführt mit dem Ziel, sowohl die Saisonalität in Artzusammensetzung und Abundanz als auch die ökophysiologischen Ansprüche und die physiologische Leistungsfähigkeit der darin auftretenden phototrophen Schwefelbakteriengemeinschaften zu erfassen. Aus den Ergebnissen dieser Untersuchungen sollen Erkenntnisse zur Charakterisierung der Umweltansprüche dieser Bakteriengemeinschaft und des Einflusses dieser Gemeinschaften auf den Stoffhaushalt des Pelagials abgeleitet werden, die zum Verständnis der Eigenstabilität dimiktischer Seen beitragen.

## 2 Stand der Forschung

### 2.1 Taxonomie und Diversität der anaeroben phototrophen Schwefelbakterien

Schwefelbakterien existieren bereits seit 3,5 Milliarden Jahren und gehören damit zu den frühzeitlichen Lebensformen in der Entwicklung des Lebens auf unserer Erde. Zum Zeitpunkt ihrer Entstehung war die Erdatmosphäre geprägt von hohem Schwefelwasserstoffanteil und Abwesenheit von Sauerstoff. In dieser Umgebung nutzten die Schwefelbakterien ihre Fähigkeit der anoxygenen<sup>1</sup> Photosynthese. Ihre Entdeckung geht auf MÜLLER (1786) zurück, wobei eine Beschreibung von *Thiovulum muelleri* und die Zuordnung zu den Schwefelbakterien erst durch WARMING (1875) erfolgte. Die Beschreibung weiterer Gattungen sowie die Entdeckung der Schwefel-Einschlüsse geschah im 19. Jahrhundert durch zahlreiche Wissenschaftler (zusammengefasst in DAHL et al. 2005). Eine detaillierte Beschreibung legte erstmalig WINOGRADSKY im Jahr 1887 vor. Aufgrund der Schwefel-Einschlüsse in den Zellen prägte er auch den Begriff „Schwefel-Bakterien“. Der erste Vertreter der Grünen Schwefelbakterien, *Chlorobium limicola*, wurde durch NADSON (1906) beschrieben. Im gleichen Jahr gelang es Lauterborn (in OVERMANN 2010) erstmals phototrophe Konsortien mikroskopisch zu erfassen und zu benennen. Eine erste umfassende Beschreibung der Chlorobiaceae wurde durch LARSEN (1953) vorgenommen. VAN NIEL (1931, 1936) veröffentlichte als Erster Ergebnisse zur Schwefeloxidation in der bakteriellen Photosynthese. Trotz weiterer Untersuchungen in den folgenden Jahren wurden erst durch VAN NIEL (1954) und PFENNIG (1967) umfangreiche Beschreibungen zu den phototrophen Schwefelbakterien verfasst. Diese mündeten in einer neuen taxonomischen Klassifizierung, die eine hohe Diversität aufgrund morphologischer und physiologischer Eigenschaften aufwies (Abb. 1) (PFENNIG & TRÜPER 1974, 1983; IMHOFF 1995, 1999). WOESE (1987) zeigte, dass sich ihre stammesgeschichtliche Entwicklung in verschiedene Ebenen der biologischen Systematik erstreckt. Laut VOGL et al. (2006) bilden die Chlorobiaceae dabei sogar eine eigene Entwicklungslinie.

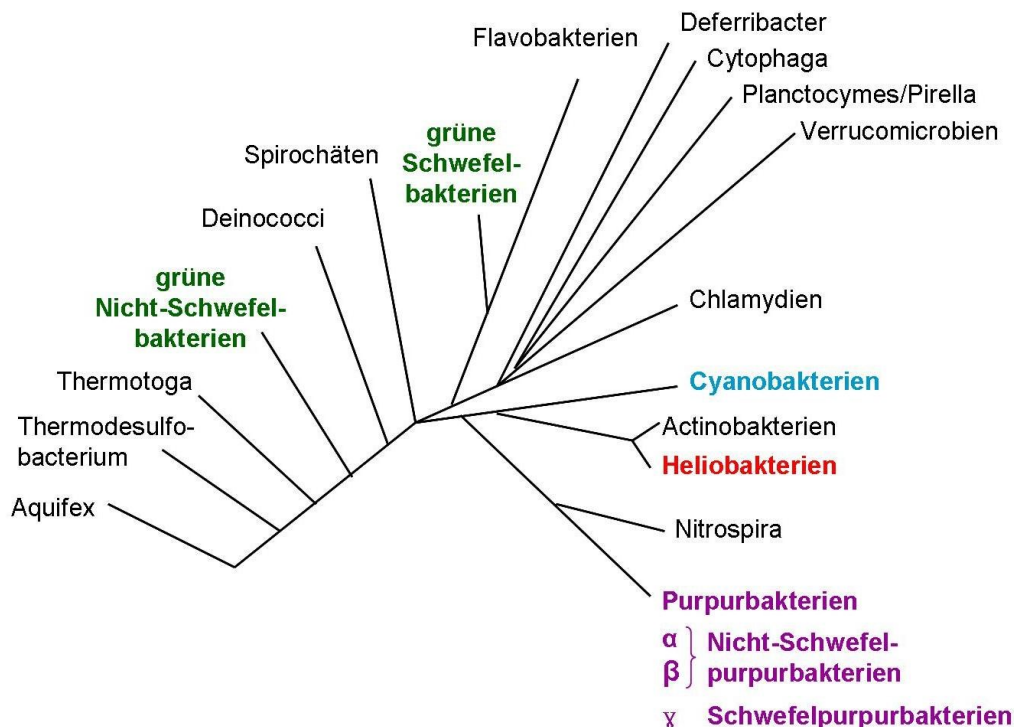


**Abb. 1:** Diversität anaerober phototropher Schwefelbakterien auf morphologischer Ebene (Zeichnung erstellt nach Vorlage FUCHS & SCHLEGEL 2007).

<sup>1</sup> sauerstofffrei

Die Familien der Schwefelpurpurbakterien [Chromatiaceae – Klasse Gammaproteobacteria ( $\gamma$ ); PFENNIG & TRÜPER (1992)], der Schwefelfreien Purpurbakterien [Rhodospirillaceae – Klasse Alphaproteobacteria ( $\alpha$ ); TRÜPER & PFENNIG (1981)], der Heliobakterien [Klasse Clostridia – WOESE et al. (1985)], der Schwefelfreien grünen Bakterien [Chloroflexaceae – TRÜPER (1976)] und der Grünen Schwefelbakterien [Chlorobiaceae – IMHOFF & THIEL (2010)] gehören zur Klasse der Photobacteria und dort zu den Anoxygenphotobacteria. Mit Ausnahme der Heliobakterien sind alle anoxygenen phototrophen Bakterien gram-negativ. Eine weitere Unterklasse phototropher Organismen bilden die Oxyphotobacteria, welche die Cyanobakterien beinhaltet. Die Ordnung Rhodospirillales, zu denen die Familie der Schwefelfreien Purpurbakterien (Rhodospirillaceae) gehört, wird als Vorläufer der Evolution von der anoxygenen Photosynthese angesehen (FUCHS & SCHLEGEL 2007).

Abbildung 2 zeigt den Stammbaum der Eubakterien nach FUCHS & SCHLEGEL (2007). Anhand ihrer stammesgeschichtlichen Position wird deutlich, dass Schwefelpurpurbakterien (Chromatiaceae) und grüne Schwefelbakterien (Chlorobiaceae) trotz ähnlicher Eigenschaften (obligat anaerob, anoxygene Photosynthese, Bacteriochlorophyll als photosynthetische Pigmente) nicht automatisch in einer nahen verwandtschaftlichen Beziehung stehen. Nähere Kenntnisse zur Phylogenie und Taxonomie beschreiben detailliert OVERMANN & GARCIA-PICHEL (2006). Einen umfangreichen taxonomischen Überblick zu anoxygenen phototrophen Bakterien geben BLANKENSHIP et al. (1995).



**Abb. 2:** Stammbaum der Eubakterien mit den Gruppen, welche phototrophe Bakterien wie Schwefelpurpurbakterien (Chromatiaceae) und grüne Schwefelbakterien (Chlorobiaceae) enthalten (Grafik erstellt nach Vorlage FUCHS & SCHLEGEL 2007).

Den Chlorobiaceae zugeordnet werden die sogenannten „phototrophen Konsortien“, welche mittlerweile ubiquitär nachgewiesen wurden (OVERMANN et al. 1998, CHAPIN et al. 2004, VOGL et al. 2006). Diese „phototrophen Konsortien“ werden als eine Art der Symbiose zwischen Bakterien gedeutet, bei der sich eine Vielzahl kleiner phototropher Bakterien an die Oberfläche eines großen, beweglichen, heterotrophen, Zentralbakteriums anheften (OVERMANN 2010). Die unbeweglichen Chlorobien nutzen die Beweglichkeit des nichtphotosynthetischen Zentralbakteriums für die Lichtaufnahme. Die biochemischen Grundlagen der Kommunikation konnten allerdings bislang nicht aufgeklärt werden. Ein vielfach untersuchter Vertreter der beweglichen ectosymbiontischen Konsortien ist „*Chlorochromatium aggregatum*“ (FRÖSTL & OVERMANN 1998, CHAPIN et al. 2004, OVERMANN 2010). Für dieses Konsortium gelang bereits die Isolierung des symbiontischen Vertreters der Chlorobiaceae „*Chlorobium chlorochromatii* sp. nov.“ (VOGL et al. 2006).

## 2.2 Verbreitung und Lebensräume anaerober phototropher Schwefelbakterien und deren historischer Nachweis (Paläolimnologie)

Phototrophe Schwefelbakteriengemeinschaften sind sowohl im marinen Bereich als auch im Süßwasser verbreitet (PFENNIG 1967). Diese Mikroben treten überall in Erscheinung und ihre natürlichen Standorte sind anaerobe Zonen in Sedimenten [feuchte Böden, Schlamm, Watt – Farbstreifen-Sandwatt (SCHULZ 1937) – Abb. 3] oder in Gewässern [Tümpel, Teiche, Seen, Flüsse, Lagunen, Meeresarme, Meer, Salz- und Sodaseen (KOMPANTSEVA et al. 2009)]. Sie sind auch an extremen Standorten wie in heißen Quellen am Boden vom Guaymas Basin im Golf von Californien nachgewiesen worden (GUNDERSEN et al. 1992). OVERMANN & GARCIA-PICHEL (2006) geben detaillierte Erläuterungen und Beispiele zu den Lebensräumen phototropher Prokaryoten.



**Abb. 3:** Farbstreifen-Sandwatt bestehend aus 2 bis 20 millimetergroßen multigeschichteten Mikrobennmatten (grüne Schicht – Cyanobakterien, rosafarbene Schicht - Schwefelpurpurbakterien, schwarze Schicht – Sulfat reduzierende Bakterien) [Bildquelle: <http://www.pmbio.icbm.de/mikrobiologischer-garten/de/demat09.htm>].

Sowohl ihre aktuelle als auch ihre historische Verbreitung wurde zuerst anhand ihrer spezifischen Pigmente (sogenannte Leitpigmente) dokumentiert (ZÜLLIG & RHEINECK 1985, LE BRIS et al. 1998). Durch diese Untersuchungen konnte in paläolimnologische Studien die Rekonstruktion der historischen Entwicklung dieser Organismen in Seen erfolgen (MALLORQUI et al. 2005, DREBLER et al. 2007, WIRTH et al. 2013). ROMERO-VIANA et al. (2010) wiesen im spanischen See „La Cruz“ anhand der phytoplanktischen und bakteriellen

Pigmentanalyse das Vorkommen phototropher Bakterien seit den letzten vier Jahrhunderten nach und definierten die Bedingungen im See über längere Zeiträume, wonach sich entsprechend der Bakteriendominanz die Chromatiaceae vor den Chlorobiaceae entwickelt haben. WIRTH et al. (2013) wiesen sogar das Vorkommen der Bakterien in den letzten 12000 Jahren im See Cadagno (Schweiz) nach und vermuten infolge mehrfacher Überschwemmungen einen Konkurrenzvorteil auf Seiten der Chlorobiaceae gegenüber den Chromatiaceae. Hinsichtlich der Rekonstruktion von Sauerstoffverhältnissen gelang SQUIER et al. (2002) mittels Sedimentpigmenten eines antarktischen Sees der Nachweis des Wechsels von einem sauerstoffgesättigten Süßwasser zu einem stagnierenden Wasserkörper mit anaerober Lichtzone. LOTTER (2001) konnten mit Hilfe der paläolimnologischen Untersuchungen im Soppensee (Schweiz) aufzeigen, dass mit Zunahme der Trophie der Okenongehalt deutlich abnahm. Die markanten Pigmente der anoxischen Schwefelbakterien sind somit hilfreiche Indikatoren für die Rekonstruktion der Trophieentwicklung bzw. Trophiezuweisung eines Sees (ZÜLLIG & RHEINECK 1985) sowie bestehender Anoxie im See (WIRTH et al. 2013). Aufgrund ihrer ökophysiologischen Ansprüche (Kapitel 2.4) kennzeichnet ihr Auftreten im Metalimnion dimiktischer Seen einen mesotrophen bis schwach eutrophen Trophiestatus. SMITH et al. (2014) erklärten, dass sich die Okenon-Konzentration im Sediment nicht allein auf die Zelldichte bezieht, sondern auch auf Verschiebungen in der Artzusammensetzung und auf unterschiedliche Stoffwechselprozesse. Eine Kombination aus paläolimnologischen Daten und limnologischen Studien vergangener Zeit (RANDSALU-WENDRUP et al. 2014) kann die Beurteilung der Ökosystemstruktur eines Sees erleichtern.

### 2.3 Physiologie und Nachweismethoden zur Identifizierung anaerober phototropher Schwefelbakterien

Die spezifischen Pigmente Bacteriochlorophylle (a, b, c, d oder e) sowie Carotenoide (Okenon, Isorenieratin) der anaeroben phototrophen Schwefelbakterien werden für die anoxische Photosynthese benötigt (IMHOFF 1995). Dadurch ist die Entwicklung dieser Bakteriengemeinschaften bereits durch die Färbung optisch wahrnehmbar, denn sie erscheinen grün, gelbgrün, dunkelgrün, rot, rosa oder violett (Abb. 4).



**Abb. 4:** Diversität innerhalb der Farbgebung von Kulturen der Chlorobiaceae (von links: 1 - *Chlorobium phaeovibrioides*, 2 - *Prosthecochloris vibrioformis*, 4 - *Chlorobium phaeobacteroides*) sowie Chromatiaceae (3 - *Thiococcus pfennigii*, 5 - *Amoebobacter purpureus*).

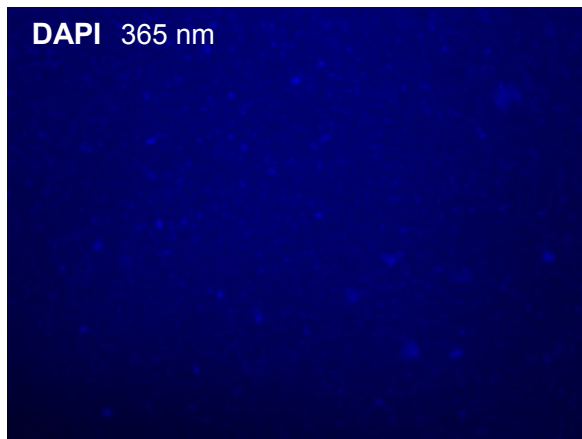
Die Chromatiaceae enthalten neben dem Bacteriochlorophyll a (Bchl a) das spezifische Leitpigment Okenon (LE BRIS et al. 1998). Abhängig von den Wachstumsbedingungen (Lichtausbeute) kann die Konzentration an Okenon im Gegensatz zum Bchl a verändert werden (SMITH et al. 2014). Photoheterotrophes Wachstum senkte beispielsweise die Okenon-Produktion bei den Chromatiaceae. Untersuchungen durch SMITH et al. (2014) zeigten zudem, dass zwischen den Arten von Chromatiaceae die Okenon-Produktion und somit auch das Okenon:Bchl a-Verhältnis variiert. Unter den Chlorobiaceae gibt es grün- und braun-pigmentierte Arten basierend auf den vorhandenen Bacteriochlorophyllen (Bchl) und Carotenoiden (IMHOFF 1995). Die grün-gefärbten Vertreter der Chlorobiaceae enthalten neben Bchl c oder d die dominanten Carotenoide Chlorobacten und OH-Chlorobactene, während die braun-gefärbten Arten das Bchl e sowie die Carotenoide Isorenieraten und  $\beta$ -Isorenieraten besitzen (VOGL et al. 2006). In allen Chlorobiaceae ist nur ein geringer Anteil an Bchl a vorhanden (VOGL et al. 2006). Okenon als neuer Biomarker der Chromatiaceae sowie weitere erstmalig nachgewiesene Carotenoidableitungen wurden von BROCK & SCHAEFFER (2008) vorgestellt.

Der Nachweis dieser spezifischen Pigmente beruht zumeist auf der Methode der Spektrophotometrie (TAKAHASHI & ICHIMURA 1968, PARKIN & BROCK 1981, CHAPIN et al. 2004), wo analytische Probleme in Hinsicht auf die Exaktheit der Ergebnisse nicht außer Acht zu lassen sind. Für die Spektrophotometrie werden die Pigmente mit organischen Lösungsmitteln extrahiert, deren Absorption am Photometer gemessen und mittels eines spezifischen Koeffizienten berechnet. Bei dieser Methode liegen größere Ungenauigkeiten und Fehlinterpretationen vor (STAL et al. 1984). KNOWLTON et al. (1989) verwiesen auf eine limitierte Interpretation der Daten und CARACO & PUCCON (1986) sehen sogar die Notwendigkeit einer anschließenden Korrektur. Als Ausnahme wurde die Analyse der zuvor extrahierten Pigmente mittels HPLC-Methode (Hochdruckflüssigchromatografie) genannt. Auch FYSON & RÜCKER (1998) bestätigen den Vorteil auf Seiten der HPLC-Methodik. Diese Meinung vertreten ebenfalls STAL et al. (1984), die neben der HPLC die Dünnschichtchromatografie mit Zwei-Phasen-Organischen Lösungsmittel-Extraktion als Methode für eine bessere Auflösung und Identifikation von Photopigmenten nennen. HURLEY & WATRAS (1991) erklärten die reverse-phase HPLC als weitere bevorzugte Quantifizierungsmöglichkeit und behaupten, dass nur die HPLC-Methodik quantitative Aussagen ermöglicht. Bei der Extraktion von Pigmenten ist zu beachten, dass starke Unterschiede in Abhängigkeit vom verwendeten Lösungsmittel auftreten können (OELZE 1985). LE BRIS et al. (1998) fand beim Vergleich zweier HPLC-Anwendungsmethoden heraus, dass die HPLC-Trennung der Pigmente in Abhängigkeit zur Methode (Lösungsmittel und HPLC-Säule) steht. Die Methode nach MANTOURA & LLEWELLYN (1983) erbrachte mit dem vorrangigen Lösungsmittel Methanol eine höhere Auflösung der Bakterienpigmente.

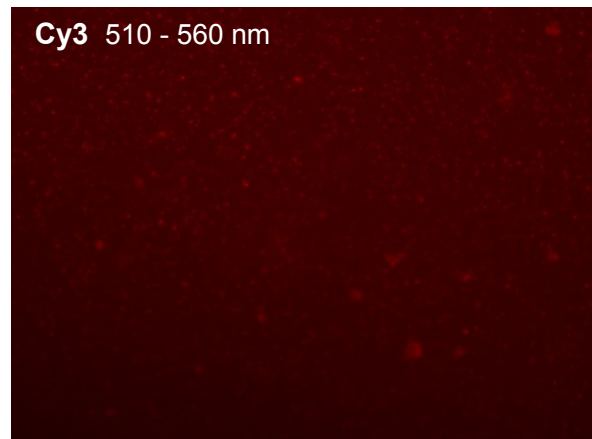
Neben der Identifikation und Quantifizierung über die spezifischen Pigmente besteht eine weitere Nachweismethode in der mikroskopischen Bestimmung. Die phototrophen Bakterien



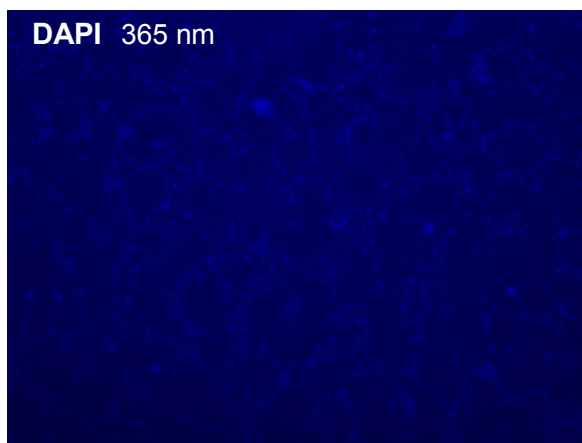
besitzen auf morphologischer Ebene (Kapitel 2.1, Abb. 1) eine hohe Diversität. Bei ausreichender Vergrößerung am Mikroskop sind Arten taxonomisch abgrenzbar. Dies machten sich GLAESER & OVERMANN (2003) in einer Phasen-Kontrast-Mikrophotographie vom Dagowsee zu nutze.



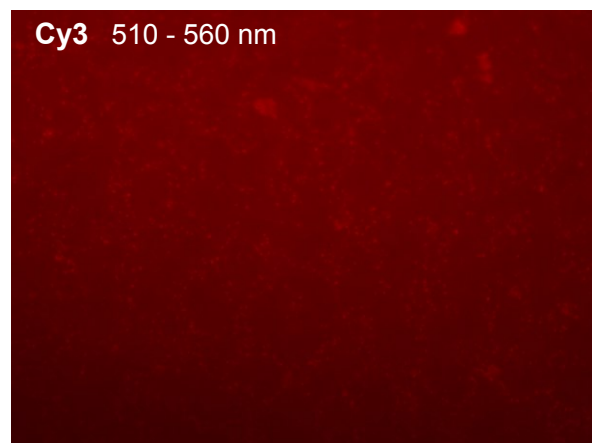
**Abb. 5a:** DAPI-Fluoreszenz-Signal von *Chlorobium phaeovibrioides* (GSB532-Sonde).



**Abb. 5b:** Cy3-Fluoreszenz-Signal von *Chlorobium phaeovibrioides* (GSB532-Sonde).



**Abb. 5c:** DAPI-Fluoreszenz-Signal von *Thiococcus pfennigii* (CHR986-Sonde).



**Abb. 5d:** Cy3-Fluoreszenz-Signal von *Thiococcus pfennigii* (CHR986-Sonde).

Trotz der stark verbesserten Mikroskopiertechnik werden heute molekulare Nachweismethoden bevorzugt. Ein wichtiges Markierungsverfahren ist die Fluorescence *in-situ* Hybridisation (FISH) oder Catalyzed Reporter Deposition Fluorescence *in-situ* Hybridisation (CARD-FISH), wodurch gezielte Aussagen zur Anzahl, Aktivität als auch Lage von Genen möglich sind. Um den Anteil ausgewählter phylogenetischer Gruppen an der Bakteriengemeinschaft zu bestimmen, wurden Oligonukleotidsonden verschiedener Spezifitäten entwickelt (AMANN et al. 1995). TUSCHAK et al. (1999) entwarfen die ersten spezifischen Sonden zur Untersuchung der Chlorobiaceae, welche auf 13 verschiedenen 16S rRNA Gensequenzen basieren (OVERMANN & TUSCHAK 1997). Für die Chromatiaceae entwickelte OVERMANN et al. (1999) einen PCR-Primer (Polymerase Chain Reaction-Primer), welcher revers komplementär als Sonde eingesetzt werden kann. Mit Hilfe der Oligonukleotidsonden

wird ein auffallend starkes Autofluoreszenzsignal innerhalb der spezifischen Zellen bei entsprechender Anregungswellenlänge erreicht, das eine Identifikation und Quantifizierung ermöglicht (Abb. 5a bis 5d).

Neben quantitativen Verfahren finden auch qualitative Untersuchungsmethoden, wie Denaturierende Gradienten Gel Elektrophorese (DGGE) und Sequenzierung, ihren Einsatz in der molekularen Genetik. Die Auftrennung der Bakteriengemeinschaft mittels DGGE (FISCHER & LERMAN 1979) erfolgt entsprechend ihrer Basenabfolge (Sequenz) und spiegelt die vorhandene Diversität in der Populationsstruktur wider. Für die Chromatiaceae und Chlorobiaceae entwickelten OVERMANN et al. (1999) spezifische Primer zur Amplifizierung des 16S rRNA Genes. Eine genaue Zuordnung der aufgetrennten Basenabfolgen zu einer Gattung oder Gruppe gelingt letztlich durch die Sequenzierung, anhand derer eine taxonomische Einordnung in phylogenetische Stammbäume ermöglicht wird (FRÖSTL & OVERMANN 2000, ROGOZIN et al. 2010).

## 2.4 Räumliches und saisonales Auftreten phototropher Schwefelbakterien in Seen

Phototrophe Schwefelbakterien sind in solchen Seen anzutreffen, in denen temporär oder permanent anaerobe Verhältnisse herrschen. Das ist vor allem dann der Fall, wenn eine Schichtung des Wasserkörpers auftritt und damit der Kontakt zur Atmosphäre nur noch in den oberen Bereichen gegeben ist. Während amiktische Seen permanent geschichtet sind, zeichnen sich dimiktische Seen durch zwei Zirkulationsphasen im Jahr aus, deren Durchmischung vollständig (holomiktisch) oder unvollständig (meromiktisch) erfolgen kann (HUTCHINSON & LÖFFLER 1956). Eine Auflistung anoxischer phototropher Schwefelbakterien in holomiktischen und meromiktischen Seen veröffentlichte CHAPIN et al. (2004), um das weltweite Vorkommen phototropher Bakteriengemeinschaften aufzuzeigen. Ergänzende Untersuchungen dazu erbrachten ITOH et al. (2007 - holomiktisch) und GARCIA-GIL et al. (1993 - meromiktisch). Zu den bakteriellen Gemeinschaften speziell in dimiktischen Seen liegen unter anderem Arbeiten von PARKIN & BROCK (1980 a, b) sowie VILA & ABELLA (2001) vor. In Deutschland ist ihr Vorkommen bisher aber nur aus Seen in Norddeutschland bekannt (Tab. 1).

**Tab: 1:** Bisherige Veröffentlichungen von Untersuchungen phototropher Mikrobengemeinschaften in dimiktischen Seen Norddeutschlands.

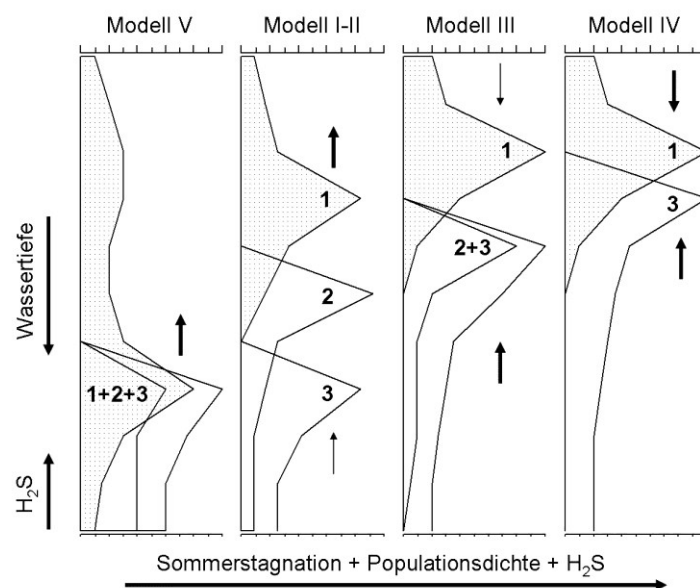
See/Seenlage	Quelle	Untersuchungsspektrum
Schlachtensee (Brandenburg – Berlin)	GERVAIS (1997)	vertikaler Nährstoffgradient, Mikroskopanalysen
Scharmützelseegebiet (Brandenburg)	RÜCKER (1997)	Pigmentanalyse
Dagowsee (Brandenburg – Neuglobsow)	GLAESER & OVERMANN (2003, 2004)	Molekularbiologie
Dudinghausener See (M-V – Hohen Spreng)	HÜBENER et al. (2002), SELIG & SCHLUNGBAUM (2003), SELIG et al. (2004), DREBLER et al. (2007)	Pigmentanalysen, Lichtmessungen, Nährstoffgradient, Sedimentanalysen



Spezielle, feinskalige Analysen der Schicht phototropher Schwefelbakterien gelang erstmalig GERVAIS (1997) in Deutschland, der die vertikale Tageswanderung von *Chromatium cf. okenii* neben Cryptomonas-Arten näher untersuchte. Die Arbeitsgruppe um Prof. Brigitte Nixdorf dokumentierte das Auftreten dieser Mikroben in Seen des Scharmützelseegebietes. Dabei erfolgten im Tiefen See, Glubigsee und Springsee des Scharmützelseegebiets durch RÜCKER (1997) erstmalig Untersuchungen zum Vorkommen dieser phototrophen Bakterien anhand ihrer Bacteriochlorophylle. Molekularbiologische Untersuchungen dieser Bakteriengemeinschaft fanden im Dagowsee durch GLAESER & OVERMANN (2003, 2004) statt, womit erstmals die Artenvielfalt für einen dimiktischen See in Deutschland beschrieben wurde. Durch das Seenkatasterprogramm (1996-1998) in Mecklenburg-Vorpommern wurde ein Vorkommen dieser Mikroben erstmalig für den Gültzsee und den Dudinghausener See anhand der Wasserfärbung dokumentiert. Daraufhin erfolgten am Dudinghausener See spezielle Untersuchungen zu diesen Mikroben (HÜBENER et al. 2002, SELIG et al. 2004). So wurden neben einer ersten Identifikation mittels Pigmentanalyse sowie Mikroskopie auch die Lichtverhältnisse im See beschrieben und das Potential der Phosphatspeicherung dieser Bakterien nachgewiesen. 2010 fand auch für den Schulzensee (bei Peetsch, Deutschland) erstmals ein rezenter Nachweis phototropher Bakterien statt (eigene unveröffentlichte Untersuchungen).

Die Schichtung dimiktischer Seen gliedert sich in das Epi-, Meta- und Hypolimnion. Während der Sommerstagnation trennt das Metalimnion (Thermokline) das warme Oberflächenwasser (Epilimnion) vom kalten stagnierenden Tiefenwasser (HUTCHINSON & LÖFFLER 1956). Das Auftreten anaerober phototropher Schwefelbakterien ist auf den Zeitpunkt anoxischer Bedingungen im Tiefenwasser begrenzt, wo sie im Hypolimnion und Teilen des Metalimnions in Erscheinung treten (OVERMANN et al. 1998, CHAPIN et al. 2004). Laut CHAPIN et al. (2004) siedeln sie sich unter mikroaerophilen Algenschichten an. VILA et al. (1998) beschreibt eine geschichtete Struktur unterschiedlicher Arten (Artenvielfalt) innerhalb der Wassersäule, welche eine metalimnische phototrophe Gemeinschaft bildet. Dabei bestimmen Umweltfaktoren wie Licht- und Nährstoffangebot als auch die vertikale Wanderung die Position jeder Art innerhalb des Wasserkörpers und es dominiert jene Bakterienart, welche sich den Umweltbedingungen am besten anpassen kann. Anhand ihrer Ansprüche lassen sich die meta- und hypolimnischen Mikrobengemeinschaften nach VILA et al. (1998) in drei Gruppen einteilen. Gruppe I bilden eukaryotische Phytoplankter und Cyanobakterien, während die Multicellular Filamentous Green Bacteria (MFGB) und die Chromatiaceae (Gruppe II) sowie die grün- und braun-pigmentierten Chlorobiaceae (Gruppe III) die beiden anderen Gruppen darstellen. Während der Stagnationsperiode unterscheiden sich die drei Gruppen in ihrer vertikalen Verteilung, was durch CHAPIN et al. (2004) mit Aufnahmen durch ein Fluorometer nachgewiesen wurde. Die Chlorobiaceae siedeln sich zumeist in dem unteren Bereich der Bakterienschicht an. Dabei konnten auch räumliche Differenzierungen zwischen braun-gefärbten und grün-gefärbten Vertretern festgestellt werden (MONTESINOS et al. 1983). Erstgenannte erschließen noch tiefere Wasserschichten als die grün-pigmentierten Arten (STANIER & SMITH 1960, VILA & ABELLA 2001). Basierend auf einer Studie von 24 amerika-

nischen Seen (dimiktisch und meromiktisch) erstellte VILA et al. (1998) fünf mögliche Modelle einer vertikalen Schichtung der meta- und hypolimnischen Bakteriengemeinschaften während der Stagnationsphase (Abb. 6). Modell V verdeutlicht die Mischung aller Gruppen in einer Schicht, wie sie zu Beginn der Stagnation auftritt. Mit Stabilisierung der Stagnation und Ausprägung der Redoxkline schichten sich die drei Gruppen übereinander, wobei sich zumeist dann auch dominante Arten in jeder Schicht durchsetzen (Modell I) bzw. eine Mikrostratifikation (Modell II) erfolgt. Zum Ende der Sommerperiode setzt wieder eine Überlappung der Schichten (Modell III) oder Unterdrückung einer Gruppe (Modell IV) ein. Alle Modelle treten innerhalb einer Stagnationsperiode zu unterschiedlichen Zeiten auf (VILA et al. 1998). Nach ABELLA & GARCIA-GIL (1992) ist die Verteilung der Gruppen abhängig von der Oxykline ( $O_2$ ) und Redoxkline ( $H_2S$ ), welche über die Sommerstagnation zunehmen und die dazwischen liegende Übergangszone begrenzen. CHAPIN et al. (2004) setzt die Strukturierung dieser einzelnen Modelltypen in Abhängigkeit zur Morphologie des Sees und dessen physiko-chemischen Parametern.

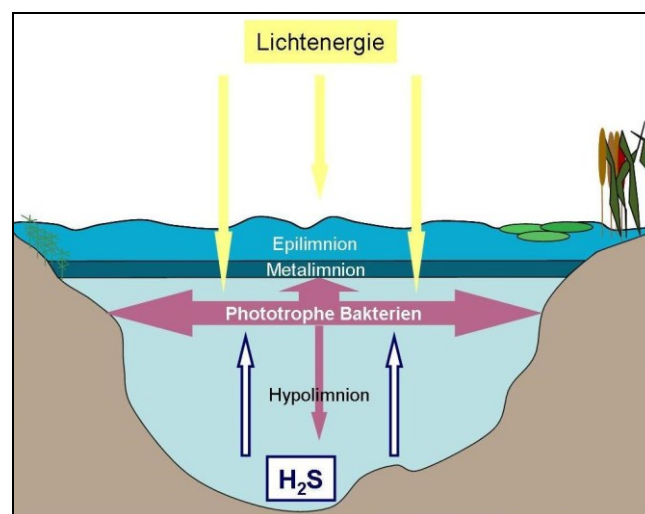


**Abb. 6:** Modelle (I bis V) der vertikalen Verteilung der meta- und hypolimnischen phototrophen Gemeinschaft nach VILA et al. (1998); Gruppe 1 (eukaryotische Phytoplankter, Cyanobakterien), Gruppe 2 [Multicellular Filamentous Green Bacteria (MFGB), Chromatiaceae] und Gruppe 3 (grün- und braunpigmentierte Chlorobiaceae).

## 2.5 Ökophysiologische Ansprüche – Licht, Schwefelwasserstoff und weitere Parameter

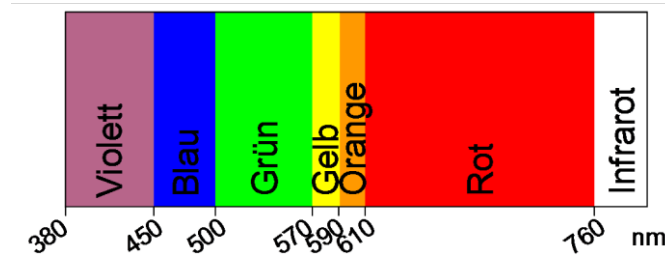
Im vorherigen Abschnitt wurde dargestellt, dass es unterschiedliche vertikale Verteilungsmuster in Seen gibt. Wichtige Parameter für das Wachstum sind die Lichtqualität und -quantität sowie die Sulfidverfügbarkeit (VILA & ABELLA 2001, CASAMAYOR et al. 2008). Änderungen der Sulfid- und Sauerstoffkonzentration, welche für ihr Vorkommen unabdingbar sind bzw. es verhindern, haben somit Auswirkungen auf die Zusammensetzung als auch auf die vertikale Verteilung der Mikrobenschicht (OVERMANN et al. 1998,

DECRISTOPHORIS et al. 2009). Im See besiedeln die anaeroben phototrophen Bakterien bevorzugt die Chemokline als Schnittzone von Licht und sulfid-enthaltenen Wasserschichten (VOGL et al. 2006 – siehe auch Abb. 7). Es handelt sich um eine anaerobe Umgebung mit einer subtoxischen Sulfidkonzentration und geringen, aber ausreichendem Lichtanteil (DECRISTOPHORIS et al. 2009). Trotz extrem geringem Lichteinfall treten sehr hohe Bakteriendichten im Freiland auf (RIMMER et al. 2008). Ein stetiges Bakterienwachstum erfolgt somit auch bei geringerer Verfügbarkeit beider Parameter. Zu hohe Konzentrationen können wiederum wachstumshemmend wirken (GORLENKO et al. 1983, CHAPIN et al. 2004). TAKAHASHI & ICHIMURA (1968) wiesen anhand von Kulturen im Medium die Abhängigkeit des Bakterienwachstums von der Licht- und Sulfidzugabe in Laborexperimenten nach. Die Bakterienverteilung innerhalb der Wassersäule wird über Photo- und Chemotaktik gesteuert. Zu dieser Erkenntnis kamen u.a. OVERMANN et al. (1998) bei Untersuchungen von Konsortien im Dagowsee (Deutschland), welche bevorzugt Tiefen mit geringen Lichtintensitäten als auch geringen Sulfidkonzentrationen aufsuchen. Die Möglichkeit der aktiven Verlagerung des Lebensraumes in Bereiche mit optimalen Bedingungen beschrieb auch RÜCKER (1997) und erkannte zudem den Einfluss der Trophie auf die Entwicklung dieser Organismen. CHAPIN et al. (2004) deklarieren diese Mikrobenschicht als potentielle Anzeiger für Umweltstörungen und verweisen bei Änderungen oder Ausfall dieser Gemeinschaft auf trophische Auswirkungen für das Seesystem.



**Abb. 7:** Vertikale Verteilung der phototrophen Bakterienschicht im dimiktischen See zum Zeitpunkt der Sommerstagnation (Epi-, Meta- und Hypolimnion) in Abhängigkeit der entscheidenden ökophysiologischen Ansprüche [Lichtenergie, Schwefelwasserstoff ( $H_2S$ )].

Das „sichtbare“ Licht mit dem Wellenlängenbereich von 380 bis 760 nm (Abb. 8) steht den Bakterien im Tiefenwasser nicht komplett für die Photosynthese zur Verfügung. Mit zunehmender Wassertiefe verringert sich das Lichtunterwasserspektrum (Absorptionseigenschaft von Seewasser), wodurch vorwiegend das blau-grüne oder grüne Spektrum im Tiefenwasser ankommt (SCHANZ et al. 1998, OVERMANN et al. 1998, SELIG et al. 2004).



**Abb. 8:** Spektralfarben (Violett, Blau, Grün, Gelb, Orange und Rot) im sichtbaren Licht umfassen einen Wellenlängen-Bereich von ungefähr 380 bis 760 nm.

An diese Einschränkung im Lichtspektrum haben sich die phototrophen Schwefelbakterien in ihrer Entwicklung angepasst (VILA & ABELLA 2001). Aufgrund der vertikalen Überlagerung durch das Phytoplankton sowie der Chromatiaceae in den oberen Wasserschichten (biologischer Lichtfilter) benötigen die Chlorobiaceae stärkere Lichtanpassungsprozesse (BORREGO et al. 1999). Die Anpassung braun-pigmentierter Arten basiert auf einer Modifizierung in ihren Antennen (Zunahme im Carotenoid- und Bchl e-Gehalt). Der Antennenbereich dieser Chlorobiaceae ist verengt und bezieht sich auf ein spezifisches Lichtspektrum, wodurch ein Vorteil zu den grün-pigmentierten Chlorobiaceae entsteht (IMHOFF 1995). VILA & ABELLA (2001) beschreiben ebenfalls die Überlegenheit planktischer phototropher Mikroorganismen untereinander infolge von Lichtanpassungen bezogen auf die Wellenlängenbereiche. Grün-pigmentierte Chlorobiaceae bevorzugen Rotes und Infrarot-Licht, während Chromatiaceae sowie braun-gefärbte Chlorobiaceae mit grün-gelbem Licht konform gehen. Die photosynthetische Strategie der Anpassung an Rot-Infrarot-Licht bildeten die Chlorobiaceae in ihrer Entwicklung als erstes aus. Später entwickelte sich der Spezialmechanismus zur Anpassung an Grün-Gelb-Licht mit speziellen Pigmenten, um einen Konkurrenzvorteil gegenüber anderen Arten zu haben und tiefere Wasserschichten zu besiedeln (VILA & ABELLA 2001).

Ein Vorkommen anaerober phototropher Schwefelbakterien ist bei weniger als 1 % vom Oberflächenlicht möglich (PARKIN & BROCK 1980 a, b, SCHANZ et al. 1998, CHAPIN et al. 2004). Messungen maximaler Photosyntheseaktivitäten wurden bei Lichtintensitäten von 0,29 bis 0,46 mol Photonen  $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$  erreicht (SCHANZ et al. 1998), während Limitationen bei Intensitäten von 0,08 bis 0,19 mol Photonen  $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$  auftraten (STEENBERGEN & KORTHALS 1982). Der Photosynthese-Apparat (Lichtsammlersystem und Kern-(Core-)Komplex mit dem Reaktionszentrum) von den Chromatiaceae befindet sich auf der Thylakoidmembran (RICHTER 1998). Bei den Chlorobiaceae sind die wichtigsten Antennenpigmente zusätzlich in Chlorosomen (pigmenttragende Organellen) lokalisiert, wo sich auch die Bacteriochlorophylle c, d oder e für die Lichtabsorption befinden (VOGL et al. 2006). Chlorosomen weisen innerhalb der Gruppe photosynthetischer Organismen die höchste Effizienz für die Lichtabsorption und den Energietransfer auf (BORREGO et al. 1999). Als Hauptpigmente dienen die bereits erwähnten Bacteriochlorophylle und Carotenoide. Um den minimalen Energiebedarf zu decken, wurden für die Chromatiaceae Lichtkompensationswerte von 25 bis 70  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  und 20 bis 25  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  für die Chlorobiaceae ermittelt (RÜCKER 1997). Für vergleichbare Wachstumsraten benötigen Chlorobiaceae

gegenüber den Chromatiaceae nur  $\frac{1}{4}$  der Lichtintensität (DECRISTOPHORIS et al. 2009). Der Lichtbedarf der Chromatiaceae ist laut CHAPIN et al. (2004) höher, weil sie quantitativ weniger Pigmente enthalten. Aus diesem Grund sind sie bevorzugt im oberen Teil der Bakteriensicht anzutreffen. Ein Vergleich des Anteils an Bacteriochlorophyll im Reaktionszentrum (Photosynthese-Apparat) beider Familien zeigt eine zehnfach höhere Konzentration auf Seiten der Chlorobiaceae (RICHTER 1998). Da Chromatiaceae ein größeres Lichtspektrum ausnutzen können als Chlorobiaceae ist ihre Tiefen-Grenze im Wasserkörper von der Lichtquantität statt -qualität abhängig. Dem gegenüber stehen die Chlorobiaceae, deren schmale Absorptionsspektren nicht immer mit der vorliegenden Lichtqualität übereinstimmen (VILA & ABELLA 2001). Die Anpassung an geringe Lichtintensitäten und effiziente Stoffwechselprozesse ermöglichen den Chlorobiaceae einen Vorteil, wie im See Burton (Antarktis), wo die Art *Chlorobium* sp. trotz einer lichtlimitierten Phase von drei Monaten als dominante Art auftrat (KARHUNEN et al. 2013).

Viele Studien belegen eine Dominanz der Chlorobiaceae im See, wobei innerhalb dieser Familie die braun-gefärbten Chlorobiaceae überwiegen, was in der Notwendigkeit geringer Lichtintensitäten begründet liegt (BORREGO et al. 1999). Schwankungen in den Populationsdichten sind laut STEENBERGEN & KORTHALS (1982) Auswirkungen monatlich zunehmender Lichtveränderungen und -limitationen. Selbstbeschattung oder Schatteneffekte der Chromatiaceae oder Phytoplankter bewirken eine Zunahme der Bakterienbiomasse der Chlorobiaceae (BORREGO et al. 1999). Untersuchungen zur Lichtlimitation durch SÁNCHEZ et al. (1998) zeigten, dass die Photosyntheseleistung bei Zellen mit eingeschränkter Lichtverfügbarkeit höher ist als bei lichtgesättigten Zellen. SCHANZ et al. (1998) berichtet von einer Konzentrationszunahme an Bacteriochlorophyll bei phototrophen Bakterien aufgrund geringer Lichtintensitäten. Jedoch konnte dies nur unter *in-situ* Bedingungen nachgewiesen werden. VILA et al. (1998) beschrieben die Abhängigkeit der Lichtverfügbarkeit innerhalb der Wassersäule von ungelösten Huminstoffen, welche zuvor bereits KIRK (1994) betrachtete. Eine weitere Änderung der Lichtbedingung ruft auch der Wind und damit verbundene interne Schwingungen hervor (RIMMER et al. 2008). Die Antwort auf Lichtveränderungen sind saisonale (RODRIGO et al. 2000) sowie tageszeitliche (CALDWELL & TIEDJE 1975, LINDHOLM et al. 1985) vertikale Migrationen dieser Mikroben. Interessante Erkenntnisse lieferten CASAMAYOR et al. (2008), die in spanischen Seen herausfanden, dass die phototrophen Mikroben innerhalb der Dunkelheit Kohlendioxid fixieren. Die CO<sub>2</sub>-Fixierung der Chromatiaceae erfolgt dabei über den Calvin-Zyklus (Rubisco). Dagegen nutzen die Chlorobiaceae eine Umkehr des Citrat-Zyklus auch reverser Citrat-Zyklus genannt.

Neben der Lichtverfügbarkeit beeinflusst die Sulfidkonzentration die Populationsdichte und Verteilung phototropher Schwefelbakterien innerhalb der Wassersäule (CHAPIN et al. 2004). Für die anaerobe Photosynthese der phototrophen Schwefelbakterien dienen als Elektronenquelle Schwefelwasserstoff (H<sub>2</sub>S) und andere reduzierte Schwefelverbindungen (CHAPIN et al. 2004). Dabei oxidieren sie Wasserstoffsulfid zu Sulfat (DECRISTOPHORIS et al. 2009). Sulfidoxidationsraten bestimmten PARKIN & BROCK (1980 a, b) sowie VILA & ABELLA (1994). Ein

Ansteigen dieser Sulfidoxidationsraten wurde bei grün- und braun-pigmentierten Chlorobiaceae in Abhängigkeit vom Lichtspektrum (Rot- und Infrarot-Licht oder Grünes Licht) festgestellt (VILA & ABELLA 2001). Infolge der Photooxidation werden Sulfidzehrungen während des Tages in Schichten dichter Bakterienpopulationen als nicht untypisch angesehen (DECRISTOPHORIS et al. 2009). Die Toleranz von Chlorobiaceae gegenüber Schwefelwasserstoff ist größer als bei den Chromatiaceae (OVERMANN & GARCIA-PICHEL 2006, DECRISTOPHORIS et al. 2009). Die Chromatiaceae verfügen dagegen über den Vorteil vorübergehend oxische Bedingungen zu ertragen (ZÜLLIG & RHEINECK 1985). Sie haben die Möglichkeit der intrazellulären Schwefelspeicherung in Granula, welche auch als Schwefelkügelchen (OVERMANN & GARCIA-PICHEL 2006) bezeichnet werden und als Elektronendonator für die Photosynthese genutzt werden können. Speicherstoffe (Energiereserven) wie elementaren Schwefel, Glycogen und Poly- $\beta$ -hydroxybutyrate (PHB) können eingelagert werden (MAS & VAN GEMERDEN 1995). Die Bildung dieser Speicherstoffe ist bei Thiorhodaceae lichtabhängig (VAN GEMERDEN et al. 1985).

Sowohl Licht als auch Sulfidverfügbarkeit sind entscheidend für die vertikale Verteilung und die Wachstumsraten phototropher Schwefelbakterien in Seen. Welcher der beiden Faktoren aber die entscheidende Steuergröße ist, bleibt meist ungeklärt. Eine 2-Faktoren-Analyse (PCA) durch CHAPIN et al. (2004) zeigte, dass die Bakteriengemeinschaft in stärkerem Ausmaß durch das Sulfid reguliert wird bzw. durch das Sulfid:Licht-Verhältnis, wonach Sulfid der Steuerfaktor wäre. Jedoch ist zu vermuten, dass innerhalb der Stagnationsperiode ein Wechsel zwischen Sulfid- und Lichtlimitation eintritt. Während zu Beginn der Stagnation ist das Sulfid zumeist der entscheidende Faktor für das Wachstum, jedoch im Spätsommer bei einem weitreichend ausgeprägten anaeroben Hypolimnion könnte das Licht bestimmend sein. Ein möglicher Wechsel der Steuerfaktoren wurde bislang aber noch nicht untersucht. Dagegen konnten CHAPIN et al. (2004) anhand von Korrelationsanalysen nachweisen, dass sowohl die räumliche Verteilung als auch die Bakterienabundanz neben dem Licht und Sulfid auch vom Redox-Potenzial, dem pH-Wert und Stickstoffangebot abhängig sind. VILA et al. (1998) sowie VILA & ABELLA (2001) bezogen die Toleranz gegenüber Sauerstoff, oxidative oder reduktive Bedingungen (Eh) und ungelöste Trübstoffe in ihre Limitationsbetrachtungen mit ein. GORLENKO et al. (1983) beschreiben dagegen eine Abhängigkeit des Auftretens bzw. der Zusammensetzung der Bakteriengemeinschaft von dem Seetyp und den jeweiligen physikochemischen Faktoren. Nach VILA & ABELLA (2001) setzt sich jene mikrobielle Gruppe durch, deren Fähigkeiten besser an die Umweltbedingungen angepasst sind. So können zum Beispiel Chlorobiaceae eine erhöhte Kohlenstoff-Verfügbarkeit im See für ein verstärktes Wachstum nutzen (DECRISTOPHORIS et al. 2009). Eine Strategie der Wettbewerbsfähigkeit, welche bei anoxygenen phototrophen Schwefelbakterien zunehmend beobachtet wird, stellen Interaktionen dar. In der Familie der Chlorobiaceae bestehen biochemische Interaktionen zur Gewährleistung der Lichtaufnahme zwischen unbeweglichen phototrophen Bakterien und beweglichen chemotrophen Bakterien (OVERMANN et al. 1998, OVERMANN 2010). Bei der Koexistenz von Chromatiaceae und Chlorobiaceae als auch innerhalb der Familien bestehen

Wechselwirkungen in Bezug auf Sulfid und Azetat (OVERMANN & GARCIA-PICHEL 2006). Durch die unterschiedliche Oxidationsweise der Substrate fördern die Bakterien unweigerlich gegenseitig ihr Wachstum. In mikrobiellen Matten (Abb. 3) liefern Cyanobakterien den Sulfat-reduzierenden Bakterien elektronenenthaltene Substrate. Außerdem wurde infolgedessen die Strategie der Ausnutzung neuer Wellenlängenbereiche (900 bis 1035 nm) bei phototrophen Schwefelbakterien festgestellt (OVERMANN & GARCIA-PICHEL 2006). Die starke Konkurrenz führt zu neuen Typen von photosynthetischen Antennen-Komplexen.

Da phototrophe Bakteriengemeinschaften nur in Seen geringer Trophie (geringes Phytoplanktonwachstum) auftreten, stellt sich die Frage, welche Bedeutung diese Gemeinschaft für die Primärproduktionsleistung eines dimiktischen Sees hat. Eine vollständige Bilanz unter Berücksichtigung der benthischen Primärproduktionsleistung (Makrophyten) wurde bisher nicht aufgestellt. RÜCKER & NIXDORF (2002) verglichen die Primärproduktionsleistung der anaeroben phototrophen Schwefelbakterien mit dem epilimnischen Phytoplankton im Tiefen See. Während im Juli zwischen beiden Schichten noch eine vergleichbar hohe Primärproduktionsleistung vorlag, konnte im August für das Meta- und Hypolimnion eine 1,5-mal höhere Primärproduktion nachgewiesen werden. Nach COHEN et al. (1977) ist der Anteil dieser Mikroben mit bis ca. 91 % an der Gesamtprimärproduktion im Sonnensee (Sinai) höher als des Phytoplanktons. Eine Verschiebung der Primärproduktion in die tieferen Wasserschichten, basierend auf Umweltveränderungen infolge von starken Herbststürmen (Wassertrübung, Sulfidkonzentration, Verfügbarkeit der photosynthetisch aktiven Strahlung), beobachteten DECRISTOPHORIS et al. (2009) u.a. im meromiktischen See Cadagno (Schweiz). Neben der Bedeutung als Primärproduzenten fanden BAÑERAS & GARCIA-GIL (1996) heraus, dass diese Bakteriengemeinschaften eine Funktion als Phosphatfilter in meromiktischen Seen erfüllen können. Die Bakterien inkorporieren das aus dem Sediment freigesetzte gelöste Phosphat in ihre Biomasse und verhindern den Weitertransport durch Diffusion in obere Wasserschichten, so dass dem epilimnischen Phytoplankton dieses Phosphat als Nährstoff nicht zur Verfügung steht und zur Begrenzung der Primärproduktion führt. Infolge der Einlagerung von Speicherstoffen in Form von Polyphosphatgranula (SELIG et al. 2004, GLOESS et al. 2008) erhöht sich die Effizienz der Phosphateliminierung durch diese Mikroben zusätzlich (MAS & VAN GEMERDEN 1995). Primär ist diese Polyphosphatspeicherung für heterotrophe Bakterien in der Abwassertechnologie beschrieben (RÖSKE et al. 1989, SCHÖNBORN et al. 2001). Neben der primären Energiereserve dienen diese Speicherstoffe auch als Phosphatreserve (SELIG et al. 2006). SELIG et al. (2004) kalkulierten erstmalig den Einfluss dieser Organismen auf die Phosphorbilanz in einem dimiktischen See. All diese Untersuchungen verdeutlichten, dass solche Bakteriengemeinschaften die Stoffflüsse und Stoffkreisläufe nachhaltig in meromiktischen und dimiktischen Seen beeinflussen. Diese Ergebnisse führten dazu, dass in den letzten Jahren sowohl verstärkt taxonomische Untersuchungen (TUSCHAK et al. 1999, OVERMANN et al. 1999, TANK et al. 2009) erfolgten als auch der ökologischen Bedeutung phototropher Bakteriengemeinschaften in Seen (SCHANZ et al. 1998, CAMACHO et al. 2000) eine größere Relevanz beigemessen wurde.

Als Primärproduzenten spielen die anaeroben phototrophen Bakterien ebenfalls eine wichtige Rolle für die Nahrungskette in diesen Seen. So beschrieben GOPHEN et al. (1974) sowie FRY (1987) die phototrophen Bakterien als wichtige Nahrungsquelle für das Zooplankton. Auch OVERMANN et al. (1999) wiesen mit Copepoden einen Fraßdruck durch Zooplankton auf diese Bakteriengemeinschaften nach. Ein temporäres Auftreten von Zooplankton in anaeroben Schichten von Seen wurde mehrfach nachgewiesen (u.a. GERVAIS 1997). Der derzeitige Wissensstand, in wie weit die meta- und hypolimnischen Gemeinschaften als Nahrungsquelle der Zooplankter dienen, ist jedoch sehr begrenzt, wird aber stark vermutet. So ist u.a. das Rädertier *Filinia longiseta* bekannt für ihre selektive Aufnahme sehr kleiner Partikel wie Detritus und Bakterien (POURRIOT 1977, DEMOTT 1986) und bevorzugt tiefere Wasserschichten mit anaeroben Milieu (MIRACLE & ALFONSO 1993, KIZITO & NAUWERCK 1995). Im Gültzsee wurde diese Art innerhalb der Mikrobenschicht in hoher Abundanz nachgewiesen (SELIG et al. 2009). Daher wird vermutet, dass *Filinia longiseta* gezielt (selektiv) diese Bakteriengemeinschaft als Nahrungsquelle nutzt. Die Untersuchungen von POURRIOT (1977) zeigten, dass *Filinia longiseta* nahezu ausschließlich Detritus und Bakterien ingestierte, während Algen außer Acht gelassen wurden.

Da anaerobe phototrophe Schwefelbakterien in dimiktischen Seen einen räumlich eng begrenzten Lebensraum mit stark saisonalen Schwankungen besiedeln, sind verschiedene Anpassungsstrategien der Mikroben erforderlich. Im Rahmen dieser Forschungsarbeit sollen neue Kenntnisse gewonnen werden, die das Verständnis und Wissen über die saisonalen und vertikalen Veränderungen und deren Anpassungsfähigkeiten erweitern sollen.

### 3 Zielstellung & Hypothesen

Die Analyse des aktuellen Forschungsstandes ergab, dass phototrophe Schwefelbakteriengemeinschaften in einigen dimiktischen Seen Norddeutschlands nachgewiesen werden konnten, aber nur unzureichende Kenntnisse zu saisonaler Variabilität, taxonomischer Zusammensetzung und physiologischen Ansprüchen dieser Gemeinschaften bestehen.

Im Rahmen der vorliegenden Promotionsarbeit sollte dieser Kenntnisstand verbessert werden. Ausgangspunkt dafür waren folgende, sich ergebende Hypothesen:

- Das Einsetzen der Sommerstagnation und der damit verbundenen Anaerobität des Hypolimnions bestimmen den Startpunkt für die Sommerentwicklung der Bakteriengemeinschaften!
- Die Lichtintensität und spektrale Zusammensetzung des Unterwasserlichtes bestimmt die räumliche Verteilung und Variabilität der Bakteriengemeinschaft im See!
- Das Auftreten der Bakteriengemeinschaft beeinflusst die Stoffkreisläufe und Nährstoffretention in den Seen!
- Die Bakteriengemeinschaften in den Seen unterscheiden sich in ihrer taxonomischen Zusammensetzung und die Dominanzverhältnisse ändern sich im saisonalen Verlauf!
- Das Auftreten der phototrophen Bakterien ist die Folge der Eutrophierung dimiktischer Seen in Norddeutschland!



Zur Überprüfung dieser Hypothesen wurden folgende Untersuchungen durchgeführt:

- Feldökologische Untersuchungen zur Charakterisierung der phototrophen Schwefelbakterien hinsichtlich ihrer zeitlichen und räumlichen Entwicklung während der Sommerstagnationsphase in zwei dimiktischen Seen sowie deren Abhängigkeit von dem Umweltparameter Nährstoffangebot
- Ökophysiologische Untersuchungen – Charakterisierung des Angebots sowie spektrale Zusammensetzung des Lichtes während des saisonalen Auftretens dieser Bakteriengemeinschaften
- Taxonomische Differenzierung und molekularbiologische Differenzierung der rezenten Mikrobengemeinschaften
- Paläolimnische Untersuchung zum historischen Auftreten von phototrophen Mikrobengemeinschaften anhand von Pigmentanalysen in Sedimentkernen

Die Ergebnisse der vier Einzelkomplexe sollen das ökologische Gesamtverständnis für das Auftreten dieser Bakteriengemeinschaften erweitern und daraus Rückschlüsse über die Selbstregulation und das Puffervermögen dimiktischer Seen ermöglichen.

## **4 Material & Methoden**

### **4.1 Beschreibung der Untersuchungsgewässer**

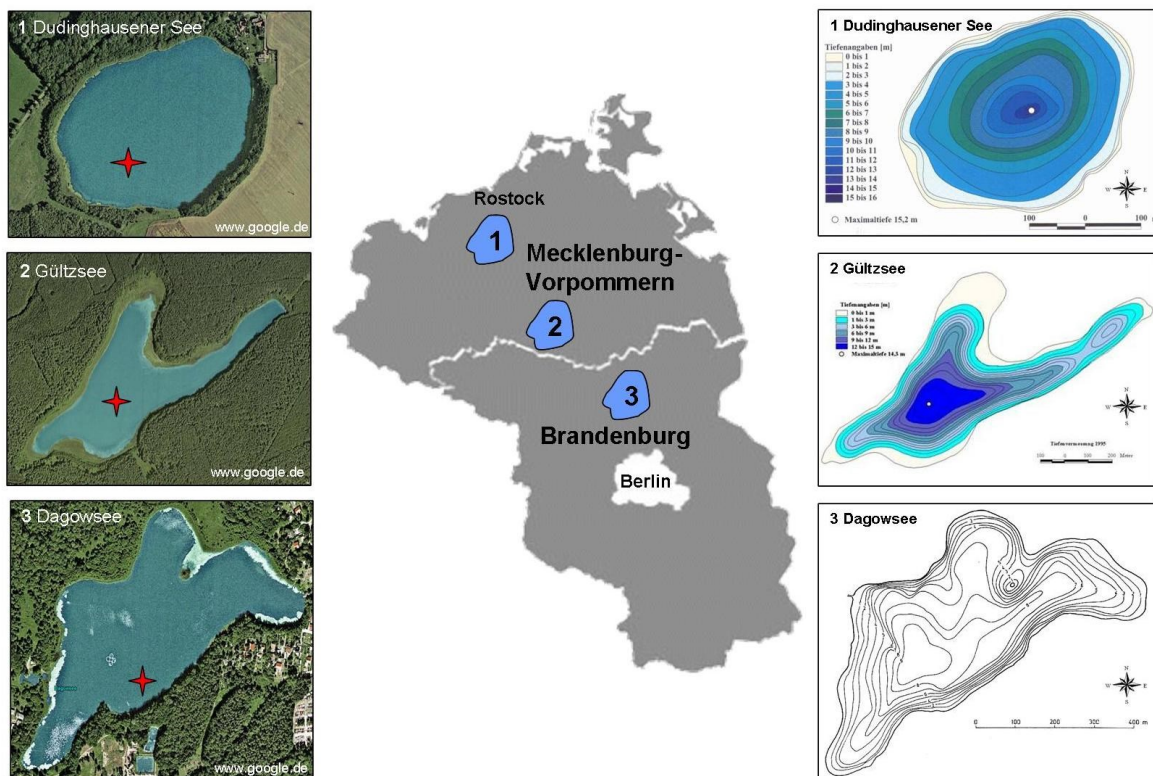
Da vor Beginn der Promotionsarbeit der Nachweis phototropher Schwefelbakterien nur im Dudinghausener See (DUD; HÜBENER et al. 2002, SELIG et al. 2004) und im Gültzsee (GÜL; Seenprojekt 1995-1997) in Mecklenburg-Vorpommern möglich war, konzentrierten sich die Freilanduntersuchungen auf diese beiden Seen. Zudem wurde noch der Dagowsee (DAG), in Brandenburg gelegen, untersucht. Auch hier ist das rezente Vorkommen phototropher Schwefelbakterien belegt (GLAESER & OVERMANN 2003, 2004).

Die geografische Lage dieser drei Seen sowie ihre Tiefenkarten sind der Abbildung 9 zu entnehmen. Alle Seen sind dimiktisch, d.h. sie durchlaufen jährlich zwei Vollzirkulationen und bilden stabile Schichtungen aus, die aufgrund der geringen Seeoberfläche und der relativ großen Tiefe lange bestehen bleiben. Allen drei Seen gemeinsam ist eine für das Gebiet relativ geringe Trophiestufe im Übergangsbereich zwischen mesotroph (Gültzsee) und eutroph (Dagowsee) (Tab. 2).

Der Dudinghausener See, ca 22 km südlich von Rostock im Landkreis Güstrow gelegen, gehört zur Gemeinde Hohen Sprenz, die rund 500 Einwohner zählt. Im Nordosten des Sees grenzt direkt der Ortsteil Dudinghausen an. Das restliche Ufergebiet ist zu annähernd gleichen Anteilen von Wald und Ackerland geprägt. Der Wassereinfluss erfolgt über einen kleinen Zulauf aus dem Sprenzer Holz im Süden des Sees. Eingebettet in diese Landschaft ist neben dem Dudinghausener See unter anderem der Hohen Sprenzer See (2 km<sup>2</sup> groß) im Norden, der über einen kleinen Wassergraben für den Austrag mit dem Dudinghausener See in Verbindung steht. Der Weg der Entwässerung zieht sich vom Hohen Sprenzer See über den

Försterbach in den kleineren Papensee, um im Anschluss den Hohen Sprenger Mühlbach und die Nebel zu durchqueren bis die eigentliche Mündung in der Warnow erfolgt.

Der 18,8 ha große Dudinghausener See besitzt eine durchschnittliche Tiefe von 6,9 m und eine maximale Tiefe von 15,2 m. Wie aus der Tiefenkarte (Abb. 9) ersichtlich, weist die Beckenstruktur eine nahezu ideal konische Form auf. Der Dudinghausener See liegt im ca. 16 km<sup>2</sup> großen Landschaftsschutzgebiet „Dolgener und Hohen Sprenger See“, welches sich durch eine geomorphologische Formenvielfalt auszeichnet (THIELE & MEHL 1995). Das Gebiet wird durch eine hügelige Grundmoränenlandschaft geformt, deren Grenzen im Westen von den Urstromtälern der Warnow und im Osten von der Recknitz bestimmt werden. Als Pachtgewässer des Landesanglerverbandes Mecklenburg-Vorpommern e.V. dient der See ausschließlich als Angelgewässer und zum Erholungszweck, Baden ist wegen Munitionsbelastung offiziell untersagt. Eine illegale und wenig frequentierte Badestelle befindet sich am Südostufer.



**Abb. 9:** Geografische Lage und Tiefenkarten vom Dudinghausener See (1), Gültzsee (2) und Dagowsee (3). Beprobungsstelle im See gekennzeichnet mit rotem Kreuz.

Als zweites Untersuchungsobjekt wurde der Gültzsee (Abb. 9) herangezogen, welcher dem Landkreis Güstrow und der Gemeinde Dobbin-Linstow, einem Ort mit ca. 600 Einwohnern, zugeordnet wird. Das Gemeindegebiet befindet sich in einer walddreichen und sehr dünn besiedelten Region der Mecklenburgischen Seenplatte. In diesem Fall liegt der See innerhalb eines Waldgebiets, welches zum Naturpark Nossentiner/Schwinzer Heide gehört. Nächstgelegene Ortschaften sind Glave (ca. 1,5 km, nord-westlich) sowie Dobbin (ca. 3 km, nördlich). Der Krakower See im Norden und der Drewitzer See im Süden befinden sich im

näheren Umkreis. Das 4,9 km<sup>2</sup> umfassende Einzugsgebiet des Gültzsees zeichnet sich durch einen durchgehenden Waldbewuchs aus. Vertreten sind neben der dominierenden Kiefer auch Lärche und Erle. Oberirdische Zu- oder Abflüsse sind nicht existent; der See wird durch einen kalkreichen Grundwasserstrom gespeist (Förderverein Naturpark Nossentiner/Schwinzer Heide e.V. & Deutsche Bundesstiftung Umwelt, 1995).

Die durchschnittliche Tiefe des 39,2 ha großen Gültzsees beträgt 5,0 m; die maximale Tiefe 14,3 m. Die Morphologie weist ebenfalls eine gleichförmige Beckenstruktur auf (Tiefenkarte Abb. 9). Allerdings sind die Tiefenlinien durch eine Halbinsel im Nordosten und eine gegenüberliegende Bucht gestreckt. Diese buchtenreiche Uferform unterscheidet den Gültzsee deutlich vom Dudinghausener See. Hinsichtlich des Umlandes allerdings sind alle drei untersuchten Seen vergleichbar: Urstromtäler, Sander, Grund- sowie Endmoränen spiegeln den Einfluss der letzten Vergletscherungsphase als „glaziale Serie“ wider (KLAMT 2009). Der Gültzsee entstand nach Rückzug der Gletscher als Toteissee, dessen Becken durch das Nachsacken des über dem Eis abgelagerten Sedimentmaterials lange nach Rückzug der Gletscherzunge entstand. Wie auch das Umland ist der Gültzsee dem Naturschutzgebiet zugehörig. Er befindet sich in Privatbesitz und wird von einem ortsansässigen Fischer bewirtschaftet.

**Tab. 2:** Morphometrische und limnologische Charakteristiken vom Dudinghausener See, Gültzsee und Dagowsee. SRP, TP, Chlorophyll a – Sommermittelwerte (Juni-September) eigenständiger Beprobungen vom Dudinghausener See 2007 und Gültzsee 2008; <sup>1\*</sup> Ministerium für Landwirtschaft, Umwelt und Verbraucherschutz Mecklenburg-Vorpommern; <sup>2\*</sup> DREBLER et al. 2007, <sup>3\*</sup> CASPER et al. 2009; <sup>4\*</sup> Beprobung im Dagowsee am 05.08.2008.

	<b>1 Dudinghausener See</b>	<b>2 Gültzsee</b>	<b>3 Dagowsee</b>
<b>Lage</b>	Mecklenburg-Vorpommern bei Schwaan	Mecklenburg-Vorpommern bei Linstow	Brandenburg bei Neuglobsow
<b>GPS-Koordinaten</b>	53°54'24.6 N, 12°12'49.9 E	53°35'31.6 N, 12°18'90.3 E	53°09'03.1 N, 13°03'14.8 E
<b>Seefläche</b>	18,8 ha	39,2 ha	30 ha
<b>Maximale Seetiefe</b>	15,2 m	14,3 m	9,5 m
<b>Durchschnittsseetiefe</b>	6,9 m	5,0 m	5,0 m
<b>Seevolumen</b>	1.286.873,57 m <sup>3</sup>	1.946.945 m <sup>3</sup>	1.190.000 m <sup>3</sup>
<b>Einzugsgebiet</b>	2,1 km <sup>2</sup>	4,9 km <sup>2</sup>	-
<b>Effektive Länge</b>	581 m	1.510 m	-
<b>Effektive Breite</b>	436 m	563 m	-
<b>Uferlänge</b>	1.621 m	3.912 m	-
<b>SRP</b>	1,7 µg l <sup>-1</sup>	0,4 µg l <sup>-1</sup>	5,0 µg l <sup>-1</sup> <sup>3*</sup>
<b>TP</b>	22 µg l <sup>-1</sup>	13 µg l <sup>-1</sup>	67 µg l <sup>-1</sup> <sup>3*</sup>
<b>Chlorophyll a</b>	6,5 µg l <sup>-1</sup>	5,4 µg l <sup>-1</sup>	7,8 µg l <sup>-1</sup> <sup>4*</sup>
<b>Trophiegrad</b>	mesotroph bis schwach eutroph <sup>1*, 2*</sup>	mesotroph <sup>1*</sup>	eutroph <sup>3*</sup>

Der Dagowsee (Abb. 9) ist Teil der Ostmecklenburgischen Kleinseeplatte im Norden des Landes Brandenburg (Landkreis Oberhavel). Er gehört zum Amt Gransee, dessen Gemeinden

rund 1300 Einwohner zählt. Der Naturpark Stechlin-Ruppiner Land, zu dem der Dagowsee gehört, besitzt bereits seit 1938 den Status eines Naturschutzgebietes. Trotz dieses Schutzstatus ist der Dagowsee sowohl von landwirtschaftlichen Einträgen durch die intensive Nutzung als auch der ortsnahe Lage betroffen und wird als eutroph eingestuft. So grenzt im Osten der Ortsteil Dagow und im Süden der Ort Neuglobsow an. Verbunden ist der Dagowsee über einen Abfluss mit dem etwa 900 m entfernten Stechlinsee (4,25 km<sup>2</sup>, maximale Tiefe 68,5 m).

In dem 30 ha großen See sind vier zylindrische Kompartimente (Enclosures) installiert, die Teilstücke des Sees abtrennen und für zahlreiche wissenschaftliche Untersuchungen genutzt werden (DITTRICH et al. 1997). Die durchschnittliche Tiefe des Dagowsees beträgt nur etwa 5 m, die tiefste Stelle erreicht knapp 9,5 m (KOSCHEL et al. 1990, KREY 1985). Die Tiefenkarte (Abb.9) weist eine leichte Unterteilung in zwei Becken auf. Auch dieser See befindet sich in einem Jungmoränengebiet, geprägt durch Toteissenken, Sanderflächen und Schmelzwasserrinnen. Genutzt wird der Dagowsee als Bade- und Angelgewässer.

#### 4.2 Beschreibung der Felduntersuchungen/-beprobung

Ein saisonales Messprogramm wurde 2007 am Dudinghausener See und 2008 am Gültzsee monatlich von März bis November durchgeführt (Tab. 3). Für einen Vergleich des Dagowsees erfolgte sowohl 2007 als auch 2008 während des Auftretens der phototrophen Mikrobengemeinschaft einmalig eine Untersuchung der Wassersäule analog zu den beiden anderen Seen.

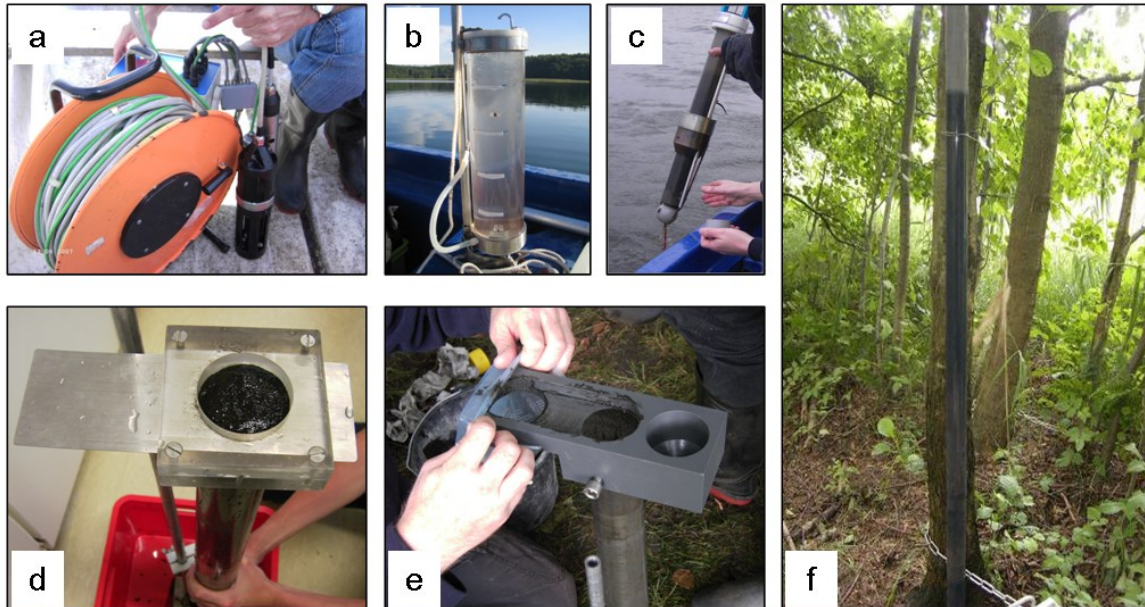
**Tab. 3:** Saisonales Messprogramm zur Untersuchung phototropher Mikrobengemeinschaften im Dudinghausener See 2007 und Gültzsee 2008.

Dudinghausener See <b>2007</b>	29.3.	24.4.	22.5.	19.6.	12.7.	7.8.	14.8.	29.8.	5.9.	19.9.	16.10.
Gültzsee <b>2008</b>	25.3.	22.4.	20.5.	17.6.	09.7.	12.8.	19.8.	09.9.	16.9.	7.10.	11.11.

Für die Probennahme wurde die tiefste Stelle des Sees mittels Tiefenkarte geortet und deren Koordinaten per GPS (Garmin GPS 76, Garmin Ltd., Schweiz) festgehalten (Abb. 9). Im Fall des Gültzsees erfolgten die Messungen mittels einer Markierungsboje, die an der tiefsten Stelle des Sees ausgebracht wurde.

Die Beprobung des Wasserkörpers geschah in 1 Meter-Schritten und umfasste die Aufnahme der abiotischen Parameter (Temperatur, Sauerstoff, pH-Wert, Leitfähigkeit, Redoxpotential) mittels einer Feldmesssonde Torphil 406 (Remember eG, Deutschland, Abb. 10 a) bzw. im Fall der Sichttiefe mittels Secchi-Scheibe (SECCHI 1866). Die chemischen Parameter (Nährstoffe – Kapitel 4.3.2) wurden bei allen Beprobungen mindestens in den Wasserhorizonten 0,5 m, 2 m, 4 m und 12 m untersucht. Während der Sommerstagnation erfolgte im August und September eine erweiterte Beprobung in 1 m Tiefenintervallen über die gesamte Wassersäule. Die Wasserproben aus den einzelnen Horizonten der Wassersäule wurden per

Wasserschöpfer (Fa. Limnos, 40 cm Höhe, Turku, Finnland, Abb. 10 b) bzw. am Gültzsee zusätzlich mit Hilfe einer Tauchpumpe (Whale High Flow Pump, Whale, Nordirland) entnommen.



**Abb. 10:** Felduntersuchung/-beprobung [a – Feldmesssonde Torphil 406 zur Aufnahme der abiotischen Parameter (Remember eG, Deutschland), b – Wasserschöpfer (Fa. Limnos, 40 cm Höhe, Turku, Finnland), c – Mondseecorer zur Sedimententnahme (UWITEC, Mondsee, Österreich), d – Schneiden des Sedimentkernes im Labor, e – Schneiden des Sedimentkernes im Freiland, f – 1,5 m Sedimentkern aus dem Gültzsee].

Zusätzlich zur Profilerstellung der gesamten Wassersäule erfolgten während der Präsenz der Mikroben kleinskalige Profiluntersuchungen in der phototrophen Schwefelbakterienschicht. Mit Hilfe eines skalierten Wasserschöpfers (Fa. Limnos, 40 cm Höhe, Turku, Finnland) wurden mehrmals Proben aus dem Horizont der phototrophen Schwefelbakterien genommen und in einer Auflösung von 5 cm (Nährstoffe) und 10 cm (HPLC – Nachweis der Pigmente, Bakterienzahl, Molekularbiologie – PCR, DGGE, Sequenzierung, CARD-FISH) untersucht. Dieses kleinskalige Profil wurde im Bereich der oberen Zone der Bakterienschicht angesetzt und erstreckt sich auf eine Länge der Wassersäule von annähernd 1,20 m.

Neben der intensiven Beprobung der Wassersäule erfolgten zudem Untersuchungen der Sedimente, welche an der tiefsten Stelle im Gültzsee und im Dagowsee mit Hilfe eines Mondseecorers (UWITEC, Mondsee, Österreich, Abb. 10 c) entnommen wurden. Im Fall des Gültzsees handelte es sich um eine Oberflächenbeprobung (15.07.2008) von 1,5 m Länge und im Dagowsee von 40 cm (13.09.2007). Für den Dudinghausener See lagen bereits Untersuchungen vor (HÜBENER et al. 2002, DREBLER et al. 2007), welche in die Auswertung der Ergebnisse dieser Promotionsarbeit integriert wurden. Dabei handelt es sich um die analysierten Oberflächenkerne mit einer Länge von 43 cm und 56 cm. Das Schneiden der Sedimentkerne wurde anschließend im Labor (Abb. 10 d) bzw. im Fall des 1,5 m Gültzsee-Kerns direkt vor Ort durchgeführt (Abb. 10 e und f). Die oberen 10 cm vom Dagowsee-

Kurzkern wurden in 0,5 cm Schritten geschnitten und der Rest in 1 cm Intervallen. Der 1,5 m Langkern hingegen bedurfte einer Einteilung von 1-2 cm breiten Segmenten der oberen 50 cm und der Berücksichtigung aller 10 cm des restlichen Kerns.

### 4.3 Methoden der Messungen

#### 4.3.1 Untersuchungen zum Unterwasserlichtklima und Primärproduktionsleistung phototropher Bakterien

Um die photoautotrophe Primärproduktionsleistung der Mikrobengemeinschaft abschätzen zu können wurden sowohl die Photosynthesecharakteristik der Mikroben als auch das Unterwasserlichtklima ihres Habitates erfasst. Die Messungen dazu erfolgten stets in einem Zeitraum maximaler Ausprägung der Mikrobengemeinschaft (GÜL 13.08.2008, DUD 04.09.2008, DAG 20.08.2007).

Intensität und spektrale Zusammensetzung des Unterwasser-Lichtangebotes wurde mit Hilfe eines Spektroradiometers (Macam SR 9910; Macam Inc., Livingstone, Schottland) erfasst (SCHUBERT et al. 1995, KÜSTER et al. 2000). Das Gerät war mit einem sphärischen ( $4\pi$ ) Lichtkollektor ausgerüstet, der über ein 10 m-Lichtleitkabel mit dem Analysatorteil verbunden war. Der Kollektor wurde, beginnend von der Wasseroberfläche, schrittweise abgesenkt und jeweils ein volles Spektrum zwischen 280 und 800 nm in 2 nm-Intervallen aufgenommen. Insgesamt 8 Tiefenstufen (0 cm; 1 cm; 10 cm; 20 cm; 30 cm; 50 cm; 100 cm; 150 cm) wurden absteigend und aufsteigend vermessen.

Aus den so gewonnenen Daten wurden Attenuationsspektren (Lichtschwächung - integriert Absorption und Streuung in Abhängigkeit der gelösten als auch partikulären Stoffe) durch lineare Regression der Wellenlängen-spezifischen Messwerte gegen die logarithmisch transformierten Tiefenwerte berechnet. Attenuationskoeffizienten für Wellenlängenbereiche (z.B.  $k_{PAR}$ , Attenuationskoeffizient für die photosynthetisch aktive Strahlung, definiert für oxygene Photosynthese als der Wellenlängenbereich zwischen 400-700 nm) wurden durch Summenbildung der Lichtintensität je Tiefenstufe und anschließender Regressionsanalyse gegen die logarithmisch transformierten Tiefenwerte bestimmt. Aus den Attenuationswerten erfolgte durch Verrechnung mit den Oberflächenwerten der Lichtintensität die Berechnung des Unterwasserlichtangebots während der Vegetationsperiode. Dazu wurden Messwerte des Globalstrahlungssensors der Station Zingst herangezogen und, entsprechend der vorherrschenden Wetterlage, spektral aufgelöst. Als Modellspektren dienten Parallelmessungen bei 8/8; 6/8 und 0/8 Bewölkung, die bei unterschiedlichen Sonnenständen registriert wurden (SCHUBERT et al. unpubliziert). Über das Lambert-Beersche-Gesetz wurde daraus das Unterwasserlichtangebot in der jeweiligen Tiefe ( $I_z$ ) errechnet (Tab. 4).

Die Bestimmung der Photosyntheseparameter ( $P_{max}$ ,  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $I_k$ ,  $I_c$ ) von den Mikrobengemeinschaften erfolgte durch die Messung der Lichtabhängigkeit der Chlorophyllfluoreszenz. Dazu wurde ein Pulsamplitudenmodulations-Chlorophyllfluorometer (PAM, Walz GmbH, Effeltrich, Deutschland) mit einer Lichtpipette (MK2 Illuminova, Uppsala, Schweden) gekoppelt und der P700-Messzusatz, eigentlich zur Messung des PSI-Redoxstatus gedacht



(SCHREIBER 1994), verwendet. Durch Austausch des Sperrfilters kann damit die Reaktionszentrumsfluoreszenz von nicht-oxygenen photoautotrophen Organismen gemessen werden. Die aufkonzentrierten Bakteriensuspensionen wurden in der Lichtpipette zunächst dunkel vorinkubiert und dann einer aufsteigenden Folge von Lichtintensitäten ausgesetzt (SCHUBERT et al. 1995). Bei jeder Lichtstufe wurde, entsprechend dem experimentellen Protokoll von SCHREIBER et al. (1986), die Quantenausbeute bestimmt und daraus relative Elektronentransportraten berechnet (GENTY et al. 1989).

Zur Berechnung von Photosyntheseraten wurden diese relativen Elektronentransportraten mit den Unterwasserlichtspektren und den Absorptionsspektren der Mikrobengemeinschaften verrechnet. Die Absorptionsspektren der Bakteriensuspensionen wurden mit Hilfe eines Lambda 2 Spektrophotometers (Perkin Elmer GmbH, Überlingen, Deutschland), ausgerüstet mit einer integrierenden Sphäre zur Eliminierung von Streulichteffekten, gemessen.

**Tab. 4:** Berechnungsformeln [ $I_z$  – Lichtintensität in der Wassertiefe  $z$ ,  $I_0$  – Lichtintensität des einstrahlenden Lichtes an der Wasseroberfläche,  $P_{\max}$  – maximale Photosyntheserate,  $\alpha$  – photosynthetische Effizienz,  $\beta$  – Parameter für Photoinhibition].

Attenuation (Lichtschwächung)	
Transmission	$T = I_z/I_0$
Attenuationskoeffizient $k$	$k = \ln I_0 - \ln I_z/z$
Lambert-Beersches-Gesetz	$I_z = I_0 \cdot e^{-k \cdot z}$
Prozentualer Anteil des $I_0$ (350-800 nm)	$100/I_0 \cdot I_z$
Photosyntheseleistung (PI - Photosynthese-Irradiance)	$P(I) = P_{\max}(1 - (\exp(-\alpha \cdot I/P_{\max}))) + (I \cdot \beta)$

#### 4.3.2 Untersuchung der chemischen Parameter im Wasserkörper und Sediment

Die chemischen Parameter (Nährstoffe) im Freiwasser wurden möglichst direkt im Anschluss an die Probennahme aufgearbeitet (Ammonium, Phosphat, Sulfid). Des Weiteren wurden Sartorius Glas-Mikrofaserfilter (FT-3-1105-025 und FT-3-1105-047, Göttingen, Deutschland) für spätere Sestonuntersuchungen (oTM - organische Trockenmasse, POM - Partikuläres organisches Material) vorbereitet oder Probenmaterial (filtriert/unfiltriert) für Nachfolgebestimmungen (DOC/TOC - organischer Kohlenstoff, TP - Totalphosphat) in 20 ml Vials (LDPE – Außen-Ø 27 mm, Carl Roth, Karlsruhe, Deutschland) abgefüllt. Außer den gelösten Nährstoffen wurden auch partikuläre Nährstoffverbindungen bestimmt. Alle chemischen Parameter und deren angewendeten Nachweismethoden sind in der Tabelle 5 aufgelistet.

Beim Mikrowellen-Aufschluss-Verfahren zur Bestimmung des Gesamtphosphors (TP) werden alle gebundenen und partikulären Phosphorverbindungen in Orthophosphat (SRP) überführt. Der Aufschluss erfolgt mit Hilfe einer oxidierenden Aufschlussreagenz für P-Verbindungen (Oxisolv, Merck, Darmstadt, Deutschland), welches speziell für Aufschlüsse unter Mikrowellenerhitzung geeignet ist. Infolge des oxidativen Druckaufschlusses wird eine vollständige Oxidation aller Verbindungen bewirkt. Für die Bestimmung wurden 20 ml Wasserprobe in ein Aufschlussgefäß aus Teflon (Aufschluss-Basis-Set, Merck, Darmstadt, Deutschland) gefüllt und mit einem gestrichenen Mikrolöffel Oxisolv (125 mg) versetzt. Zum Druckaufschluss in der Mikrowelle (Miele Supratronic M 754, Miele, Deutschland) bei

450 Watt für 50 Sekunden wurde das Aufschlussgefäß fest verschlossen. Nach einer Abkühlungsdauer von 5 Minuten konnte die Probe direkt zur weiteren Analyse (Molybdänblaumethode) eingesetzt werden.

**Tab. 5:** Chemische Parameter im Wasserkörper.

chemische Parameter	Messgerät / Methode
gelöste anorganische Stickstoffverbindungen (Nitrat, Nitrit, Ammonium)	ROHDE & NEHRING (1979)
Orthophosphat (SRP - gelöster reaktiver Phosphor)	Molybdänblaumethode am Photometer bei 660 nm Wellenlänge (MURPHY & RILEY 1962)
Totalphosphat (TP)	Mikrowellen-Aufschluss-Verfahren mit Oxisolv (Merck, Darmstadt, Deutschland); Molybdänblaumethode am Photometer bei 660 nm Wellenlänge (MURPHY & RILEY 1962)
Sulfid	Methylenblaumethode am Photometer bei 670 nm Wellenlänge (CLINE 1969, GILBOA-GARBER 1971)
gesamter organischer Kohlenstoff (TOC) und gelöster organischer Kohlenstoff (DOC)	TOC-5000A Analyzer von Shimadzu nach SUGIMURA & SUZUKI (1988)
Sestontrockenmasse (STM), partikuläres organisches Material (POM)	GEORGI (1984)
partikulärer Phosphor (PP) - als HCl-löslicher Phosphor des partikulären Materials	als Rückstand auf einem GF/F-Filter (GEORGI 1984), Phosphatbestimmung nach MURPHY & RILEY (1962)

Die für die chemische Sedimentanalytik verwendeten Methoden sind in Tabelle 6 aufgelistet.

**Tab. 6:** Chemische Parameter im Sediment.

chemische Parameter	Einheit	Methode	Referenz
Trockenmasse (TM)	% Frischmasse	Trocknung bei 105 °C für 12 h, Differenz zwischen Feuchteinwaage und Auswaage 105 °C	SCHLUNGBAUM (1979)
Organischer Gehalt (oTM)	% TM	Glühverlust bei 550 °C (4 h), Differenz der Auswaagen 105 °C und 550 °C	SCHLUNGBAUM (1979)
Kalkgehalt	% TM	CO <sub>2</sub> -Verlust bei 900 °C (1 h), Differenz der Auswaagen 550 °C und 900 °C, Berechnung über Formel	MOTHES (1981)
HCl-löslicher Phosphor	mg g <sup>-1</sup> TM	HCl-löslicher Anteil aus Glührückstand 550 °C, Molybdänblaumethode am Photometer bei 660 nm	ANDERSEN (1976)
Metallgehalt	mg g <sup>-1</sup> TM bzw. % TM	Säure-Druckaufschluss und ICP-AES (IOW)	GINGELE & LEIPE (1997)

Für die Interpretation der eigenen Untersuchungen wurden die vorhandenen Altersdatierungen der Seesedimente von HÜBENER et al. (2002), DREBLER et al. (2007) und



SELIG et al. (2009) sowie Pollenanalysen (DREBLER et al. 2007, KLAMT 2009) herangezogen. Beim Dagowsee basiert die zeitliche Zuordnung der Sedimenthorizonte auf einer Abschätzung, die auf Ergebnissen einer Quecksilber-Datierung des vorliegenden Sedimentkernes beruhen (mündliche Mitteilung LEIPE 2008). Die Trophieentwicklung der Seen wurde anhand von Diatomeenuntersuchungen (HÜBENER et al. 2002, DREBLER et al. 2007, KLAMT 2009, SELIG et al. 2009) rekonstruiert.

#### 4.3.3 Pigmentuntersuchung im Wasserkörper und Sediment

Basierend sowohl auf den in Kapitel 2.3 vorgestellten Forschungsergebnissen als auch auf eigenen Vergleichen zwischen photometrischer Absorptionsmessung der Pigmente und HPLC-Analyse wurde sich für die Pigmentbestimmung mit Hilfe der HPLC (High Pressure Liquid Chromatografie) entschieden. Diese Pigmentbestimmung erfolgte zum einen mit Proben des Wasserkörpers und zum anderen an geschnittenen Horizonten von Sedimentkernen der Seen. Die eigentliche Gewinnung der Pigmentextrakte und die anschließende HPLC-Durchführung sind für beide Materialien identisch. Unterschiede betreffen ausschließlich die Vorbereitung für die Extraktion der Pigmente.

Für die Pigmentbestimmung der Freiwasserproben wurden direkt nach der Probennahme ca. 500 bis 1000 ml Seewasser auf Glas-Mikrofaserfilter (GF/F Whatman, Sigma-Aldrich, München, Deutschland) im Labor filtriert. Diese Filter wurden in 6 ml N,N-Dimethylformamid (DMF, Carl Roth, Karlsruhe, Deutschland) überführt und bei 8 °C im Dunkeln für mindestens 12 Stunden (über Nacht) inkubiert. Danach erfolgte eine Adsorptionsmessung der Proben am Photometer. Diese Messungen wurden genutzt, um den Chlorophyll a (Chl a)- sowie den Carotenoid-Gehalt der Proben nach PORRA et al. (1989) zu bestimmen.

Die Sedimentproben lagerten bis zur Probenaufarbeitung bei -80 °C. Nach der Entnahme wurden die einzelnen Proben zunächst ca. 24 Stunden gefriergetrocknet. Von diesem gefriergetrockneten Material wurden ungefähr 40 mg in ein Probengefäß (15 ml Tube, Sarstedt AG & Co, Nümbrecht, Deutschland) eingewogen und mit 4 ml DMF überschichtet. Die Pigmentextraktion erfolgte bei 8 °C im Dunkeln über Nacht und anschließend die Chlorophyll- sowie Carotenoidbestimmung analog zu den Wasserproben (PORRA et al. 1989). Für eine spätere HPLC-Analyse (Hochdruckflüssigchromatographie) wurden alle Freiwasser- und Sedimentproben zunächst mit 4 ml Diethylether (Carl Roth, Karlsruhe, Deutschland) und 4 ml gesättigter Salzlösung (Aqua dest. + Natriumchlorid, Carl Roth, Karlsruhe, Deutschland) versetzt, um die Pigmente von sonstigen Zellbestandteilen zu trennen. Dazu wurden die Proben für 1 Minute mit Hilfe eines Vortex-Shakers (Heidolph REAX 2000, Schwabach, Deutschland) durchmischt, bevor die Phasentrennung in der Zentrifuge (Heraeus Megafuge 1.0R, Buckinghamshire, England) bei 5000 x g für 5 Minuten erfolgte. Nach der Zentrifugation ist die Phasentrennung zwischen Ether, DMF und Salzlösung deutlich zu erkennen. Die Etherphase samt Pigmentanteil wurde mittels Glaspipette in ein weiteres Probengefäß überführt. Anschließend wurde die Salzlösungsphase samt Filter noch zweimal mit 4 ml Diethylether (Carl Roth, Karlsruhe, Deutschland) versetzt, durchmischt und zentrifugiert. Die

jeweiligen Etherphasen wurden vereint und anschließend erfolgte das Abdampfen des Lösungsmittels mit Hilfe von Stickstoff.

Der Rückstand wurde in 0,5 ml Methanol (Carl Roth, Karlsruhe, Deutschland) aufgelöst und in den Autosampler (Waters 717-Plus) des HPLC-Systems (Agilent 1100 system, Deutschland) bei 4 °C gestellt. Die Pigmenttrennung (modifiziert nach BARLOW et al. 1997) erfolgte aus 40 µl Einspritzvolumen bei 25 °C über eine 250 x 4 mm-Säule (Knauer Prontosil Hypersorb, 5 µm) mit 5 x 4 mm-Vorsäule in einem Fluss von 0,8 ml pro Minute. Folgendes Anstiegsprogramm wurde verwendet: (Minuten; %-Lösungsmittel A; %-Lösungsmittel B): (0; 75; 25), (2; 50; 50), (40; 15; 85), (51; 0; 100), (61; 0; 100), (65; 75; 25). Lösungsmittel A stellte ein Gemisch aus Methanol:0,5 M Ammoniumacetat von 80:20 (v/v) dar und bei Lösungsmittel B handelte es sich um 100 % Methanol (HPLC, Carl Roth, Karlsruhe, Deutschland). Für diese analytische Methodik wurde Methanol als Hauptanteil im Lösungsmittel gewählt, um eine hohe Auflösung der Bakterienpigmente zu gewährleisten (MANTOURA & LLEWELLYN 1983). Die Pigmente wurden durch die Absorption bei 440 nm mittels UV/Vis-Detektor (Gilson 118) und unter Verwendung von Standards quantifiziert. Die Aufzeichnung der Spektren erfolgte von 380 bis 700 nm. Die Standards für die Pigmente Lutein, Zeaxanthin, Pheophorbide a, Echinenon, Peridinin, Alloxanthin, Fucoxanthin und Chlorophyll a sowie b stammen von DHI Water and Environment (Hørsholm, Dänemark), während  $\beta$ -Caroten von Sigma-Aldrich (München, Deutschland) und Bacteriochlorophyll a von LivChem (Frankfurt am Main, Deutschland) bezogen wurden. Für die anderen Bacteriochlorophylle und das Okenon standen jedoch keine Standards zur Verfügung. Die Identifizierung dieser Pigmente und deren Abbauprodukte erfolgte anhand der aufgenommenen Spektren (Class-M10A - Software für Detektor, Shimadzu, Duisburg, Deutschland). Die Berechnung für deren Quantifizierung basiert auf drei Faktoren unter Einbeziehung der Standards von Chlorophyll a (DHI Water and Environment, Hørsholm, Dänemark) für die Bestimmung von Bchl e sowie d oder im Fall vom Okenon auf dem Standard  $\beta$ -Caroten (Sigma-Aldrich, München, Deutschland). Der Eichfaktor (F1) aus der Verdünnungsreihe beider vorliegender Standards (Chlorophyll a und  $\beta$ -Caroten) wird zunächst bestimmt. Ein weiterer Faktor (F2) ergibt sich aus dem Absorptionsverhältnis vom Standardspektrum Chlorophyll a zu Bchl e bzw. d oder beim Okenon zum Standardspektrum  $\beta$ -Caroten. Die Peakhöhe der Extinktionskoeffizienten in den Absorptionsspektren der jeweils verbundenen Pigmente wird ins Verhältnis gesetzt und dessen Quotient stellt das Absorptionsverhältnis dar. Dieser Faktor fließt an zweiter Stelle in die Berechnung ein. Der Quotient aus dem molekularen Extinktionskoeffizienten beider Pigmente im gleichen Lösungsmittel bildet den dritten Korrekturfaktor. Die Multiplikation der HPLC-Ergebnisse (ausschließlich für Bchl e und d sowie Okenon) mit den drei bestimmten Faktoren wurde als Ersatz für den fehlenden Standard verwendet. Vergleichbare Ergebnisse in der Auftrennung von Bchl e mittels HPLC erzielte BORREGO et al. (1999). Für die Aufnahme und die Auswertung der HPLC-Chromatogramme wurde das Chromatographiedatensystem Clarity (DataApexClarity<sup>TM</sup>, TECHLAB, Erkerode, Deutschland) verwendet. Quantifiziert wurden Werte über der Bestimmungsgrenze (LOQ – Limit of quantification) mit detektierbaren

Konzentrationen ( $>1 \text{ ng mg}^{-1} \text{ TM}$  bzw.  $\text{l}^{-1}$ ). Geringe Werte direkt an der Nachweisgrenze (LOD – Limit of detection) erlaubten keine sichere Quantifizierung.

#### 4.3.4 Molekulare Untersuchungen zur Diversität phototropher Schwefelbakterien

Molekularbiologische Analysen sollen die chemisch-analytische Untersuchungen ergänzen und Aufschluss über die Diversität und die Dominanz der Bakteriengemeinschaft in allen drei Seen geben. Folgende Methoden kamen in diesem Komplex zum Einsatz: die Catalyzed Reporter Deposition Fluorescence *in-situ* Hybridisation (CARD-FISH), die Polymerase Chain Reaction (PCR) sowie die Denaturierende Gradienten Gel Elektrophorese (DGGE) mit anschließender Sequenzierung.

##### 4.3.4.1 Catalyzed Reporter Deposition Fluorescence *in-situ* Hybridisation (CARD-FISH)

Die CARD-FISH-Methode dient der Bestimmung des Anteils ausgewählter phylogenetischer Gruppen an der Bakteriengemeinschaft und stellt eine quantitative Untersuchungsmethode dar. Im Vordergrund dieser Untersuchung stehen die Identifikation und Semiquantifizierung von Chromatiaceae (Schwefelpurpurbakterien) und Chlorobiaceae (Grünen Schwefelbakterien) im Hypolimnion der drei Seen.

Die Analyse basiert dabei auf der FISH-Methode (Fluoreszenz *in-situ* Hybridisierung), wo fluoreszenzmarkierte Oligonukleotidsonden zur Detektion des 16S rRNA Genes eingesetzt werden. Im Fall der CARD-FISH wird die spezifische Gensonde mit einem aktiven Enzym (horse-radish peroxidase, HRP) gekoppelt, so dass die Akkumulation des Fluoreszenzfarbstoffes in der Zelle mittels einer enzymatisch katalysierten Reaktion hervorgerufen wird. Infolge dessen kommt es zu einer Verstärkung des Fluoreszenzsignals (BOBROW et al. 1989, PERNTHALER et al. 2002), welches auf dem Farbstoffmolekül Cy3-Tyramid (Kopplung mit grün fluoreszierendem Fluorophor) basiert und unter Blau-Anregung fluoresziert. Parallel erfolgt eine Färbung mit dem Fluoreszenzfarbstoff 4,6-Diamidino-2-phenylindoldihydrochlorid (DAPI), welcher nach der DNA-Bindung unter UV-Anregung blau fluoresziert und die Gesamtbakterienzahl verkörpert. Beide Zählungen am Mikroskop können letztlich den prozentualen Anteil der Zielorganismen an der Gesamtbakterienzahl verdeutlichen.

Die molekularbiologische Profiluntersuchung der phototrophen Bakterienschicht basiert auf einer feinskaligen Analyse (10 cm Auflösung). Um ein Ausflocken der phototrophen Bakterien zu vermeiden erfolgte die weitere Bearbeitung direkt im Anschluss. Die Freiwasserprobe wurde zunächst auf einen Polycarbonat-Filter (0,2  $\mu\text{m}$ , GTTP, Millipore Isopore<sup>TM</sup> Membrane, Billerica, USA) filtriert und mit 1 ml des 4 %-igem Paraformaldehyds [0,5 ml Formol + 4,5 ml steriler PBS-Puffer (phosphatgepufferte Salzlösung)] für 30 Minuten beschichtet. Die Fixierung mit Aldehyden bewirkt die Permeabilität für die Oligonukleotidsonden (Tab. 6, Biomers, Ulm, Deutschland). Nach den Waschschritten mit PBS-Puffer und Aqua bidest. lagerten die fixierten Filter bis zur weiteren Aufarbeitung bei  $-20^\circ \text{C}$ .

Für die CARD-FISH-Analyse wurden die Filter zunächst mittels Skalpell halbiert und anschließend pro eingesetzte Sonde in „Tortenstücke“ aufgeteilt. Vor der weiteren Bearbeitung wurden die Filterstücke mit Nummern versehen und zum Einbetten der Zellen mit 0,2 %-iger Agarose (Agarose Low Melt, Carl Roth, Karlsruhe, Deutschland) umschlossen. Für die Permeabilisierung der Bakterienzellwände mittels Lysozym erfolgte die Inkubation der Filter für 60 Minuten bei 37 °C. Um eine Inaktivierung von endogenen Peroxidasen der Bakterien zu gewährleisten wurde im Anschluss für 10 Minuten eine Behandlung mit 0,01 M Salzsäure durchgeführt.

Der nächste Schritt umfasste die Hybridisierung, wo die Filter über Nacht bei 35 °C inkubierten. Dafür wurden 400 µl Hybridisierungspuffer (SEKAR et al. 2003) mit 4 µl Sondenlösung (50 ng µl<sup>-1</sup>) versetzt. Entscheidend bei diesem Vorgehen war die spezifische Formamidkonzentration des einzelnen Puffers, welche von der jeweiligen Sonde abhängig ist (Tab. 7). Eine weitere Möglichkeit zur Einstellung der Stringenz stellt übrigens die Herabsenkung der NaCl-Konzentration dar (DAIMS et al. 2005). Die Wahl der Formamidkonzentration liegt in der maximal erreichbaren Stringenz begründet. Je höher die Hybridisierungstemperatur und die Formamidkonzentration desto höher ist die Spezifität der Hybridisierungsreaktion. Das Herauswaschen der Sonde wurde mittels vorgewärmten Waschpuffer (SEKAR et al. 2003) für 10 Minuten bei 37 °C erreicht.

**Tab. 7:** Verwendete Oligonukleotidsonden für die Detektion des 16S rRNA Genes und die jeweils zu verwendende Stringenz. CHR986 wurde als PCR-Primer entwickelt, kann aber revers komplementär als Sonde benutzt werden.

Sonde	Spezifität	Sequenz	Länge	Stringenz [% Formamid]	Referenz
EUB-Mix					
EUB338 I	Eubakterien	5'- GCT GCC TCC CGT AGG AGT -3'	18 bp	55	AMANN et al. (1995)
EUB338 II	Planctomyce- tales	5'- GCA GCC ACC CGT AGG TGT -3'			
EUB338 III	Verrucomicro- biales	5'- GCT GCC ACC CGT AGG TGT -3'			
NON EUB	Komplementär zu EUB338	5'- ACT CCT ACG GGA GGC AGC -3'	18 bp	55	WALLNER et al. (1993)
GSB532	Chlorobiaceae	5'- TGC CAC CCC TGT ATC -3'	15 bp	10	TUSCHAK et al. (1999)
CHR986	Chromatiaceae	5'- TTC CGA GGA TGT CAA GGG CT -3'	20 bp	30	OVERMANN et al. (1999)

Die Amplifizierung des Tyramidsignals stellte den letzten Schritt der CARD-FISH dar. Die Tyramide wurden zunächst an das Fluoreszein-5-isothiocyanat (FITC)-Substrat gekoppelt und in N,N-Dimethylformamid mit 20 mg ml<sup>-1</sup> P-iodophenylboronic Säure gelöst. Zusammen mit dem Amplifizierungspuffer (SEKAR et al. 2003) inkubierten die Filter für 10 Minuten bei 37 °C. Der Rückstand vom FITC wurde anschließend durch mehrere Waschschrte (15 Minuten in PBS-Puffer, Aqua dest., 80 %-iges Ethanol) beseitigt. Die getrockneten Filterstücke wurden zuletzt auf Objektträger aufgelegt, wo ein schmaler Streifen eines DAPI-

Citifluor-Gemisches ( $1 \mu\text{g ml}^{-1}$  DAPI, 10 Teile Citifluor, 2 Teile Vecta Shield, 1 Teil 1x PBS (pH 8), pH 9-9,5) als Grundlage fungierte. Bis zur Zählung blieben die CARD-FISH-Filter bei  $-20^\circ\text{C}$  eingefroren. Die Zählung erfolgte bei 1000-facher Vergrößerung am Epifluoreszenzmikroskop (Olympus BH2-RFCA, BP490, UG1).

#### 4.3.4.2 PCR, DGGE und Sequenzierung

Neben der CARD-FISH-Analyse (quantitative Bestimmungsmethode) ermöglichten qualitative Untersuchungsmethoden (DGGE, Sequenzierung) Aussagen zur Diversität und räumlichen Verteilung der Bakteriengruppen innerhalb der phototrophen Schicht der Seen. Mittels PCR (Polymerase-Kettenreaktion) erfolgte zunächst die Vervielfältigung der Sequenzabschnitte eines Teils des Zielgenes unter Verwendung spezifischer Primer. Die verwendeten Primer ermöglichen die Amplifizierung eines spezifischen Teils des Zielgenes. Anschließend wird die bakterielle DNA innerhalb der DGGE anhand des GC-Gehaltes innerhalb der amplifizierten Sequenzen aufgetrennt, wobei eine Bande jeweils einen Bakterienstamm darstellen sollte. Mit Hilfe einer Sequenzierung der relevanten DGGE-Banden sollten die dominanten Taxa (taxonomische Differenzierung) bestimmt werden. Die Primersequenzen für alle Untersuchungen wurden aus der publizierten Arbeit von OVERMANN et al. (1999) übernommen.

#### DNA-Isolierung und Reinigung

Vor der eigentlichen PCR wurden alle zentrifugierten Bakterienpellets (stammen aus rund 200 ml Freiwasser) mittels DNeasyTissueKit (Qiagen, Hilden, Deutschland) gereinigt. Dieses dient zum Abbau von denaturierenden Proteinen und zur Isolierung der DNA. Die Inkubation der Pellets in Enzymatic Lysis Buffer (enzymatischem Lysierungspuffer) für 30 Minuten bei  $37^\circ\text{C}$  stellte den ersten Schritt dar. Nach Zugabe von Proteinase K und Puffer AL wurde nochmals für 30 Minuten bei  $56^\circ\text{C}$  inkubiert. Nach der Zentrifugation bei  $6000 \times g$  wurde der Überstand mit Ethanol versetzt (2:1-Verhältnis) und über eine DNeasy Mini Spin Säule gereinigt. Anschließend erfolgen zwei Reinigungsprozesse (Puffer AW1 + Zentrifugation 1 Minute bei  $6000 \times g$  sowie Puffer AW2 mit 3 Minuten bei  $20000 \times g$ ). Nach der 1-minütigen Inkubation mit Puffer AE und der Zentrifugation (1 Minute bei  $6000 \times g$ ) konnte die DNA aus dem Filter gelöst werden.

#### PCR

Im Anschluss konnten anhand der PCR in einem Bio-Rad Thermocycler (DNA Engine, Peltier Thermal Cycler, München, Deutschland) die bestimmten Sequenzabschnitte des Zielgenes vervielfältigt werden.

Für die eigentliche Durchführung wurde ein Mix mit 1 U RedTaq (Bioline, London, England),  $5 \mu\text{l}$  dNTPs ( $2,5 \text{ mM}$ , Bioline, London, England),  $2 \mu\text{l}$   $\text{MgCl}_2$  ( $50 \text{ mM}$ , Qbiogene, Illkirch, Frankreich),  $0,25 \mu\text{l}$  BSA (Bovines Serumalbumin,  $30 \text{ mg ml}^{-1}$ ) sowie  $5 \mu\text{l}$  10x Puffer (Qbiogene, Illkirch, Deutschland) verwendet. Beizufügen waren noch  $1 \mu\text{l}$  jeden Primers ( $20 \text{ pmol } \mu\text{l}^{-1}$ , forward und reverse – Tab. 8) und ca.  $20 \mu\text{g}$  extrahierter DNA, um ein

Endvolumen von 50 µl zu erreichen. Die spezifischen Primer CHR986f (Chromatiaceae) und GC341f (Chlorobiaceae) dienen zur Amplifizierung des 16S rRNA Genes phototropher Schwefelbakterien. Verwendet wurde für beide Bakteriengruppen die sogenannte „step-down-PCR“ (Tab. 9), wo sich innerhalb der ersten fünf Zyklen der PCR lediglich die Teile der Primer an die Template-DNA anlagern, welche dem zu amplifizierenden Gen identisch oder komplementär ist. Innerhalb der weiteren Zyklen erfolgt ein Anstieg der Menge an PCR-Amplifikaten.

Mit dem Probenmaterial (zentrifugierte Bakterienpellets) aus dem Dudinghausener See (DUD), Dagowsee (DAG) und Gültzsee (GÜL) wurden mehrere PCRs durchgeführt, um eine ausreichende Menge an PCR-Produkten (15 µl) für die anschließende DGGE zu gewinnen.

**Tab. 8:** PCR-Primer, die zur Amplifizierung des 16S rRNA Genes von Chromatiaceae und Chlorobiaceae verwendet wurden (*f* forward, *r* reverse, *T* Temperatur).

Primer	Spezifität	GC-Gehalt [%]	Amplikongröße [bp]	T [°C]	Referenz
CHR986f	Chromatiaceae	55	20	70	OVERMANN et al. (1999)
	<b>Sequenz</b>	5'- AGC CCT TGA CAT CCT CGG AA -3'			
GC1392r	Chromatiaceae	90	55	104	FERRIS et al. (1996)
	<b>Sequenz</b>	5'- CGC CCG CCG CGC CCC GCG CCC GGC CCG CCG CCC CCG CCC CAC GGG CGG TGT GTA C -3'			
GC341f	Chlorobiaceae	91	57	104	MUYZER et al. (1993)
	<b>Sequenz</b>	5'- CGC CCG CCG CGC CCC GCG CCC GGC CCG CCG CCC CCG CCC CCC TAC GGG AGG CAG CAG -3'			
GSB822r	Chlorobiaceae	31	19	59	OVERMANN et al. (1999)
	<b>Sequenz</b>	5'- ATG ACC AAC ATC TAG TAT T -3'			

**Tab. 9:** PCR-Programm am Thermocycler für die spezifische Amplifikation des 16S rRNA Genes der phototrophen Bakteriengruppen.

Phylogenetische Gruppe	Chromatiaceae	Chlorobiaceae
initiale Denaturierung	3 Minuten bei 94 °C	3 Minuten bei 94 °C
15 x		
Denaturierung	30 Sekunden bei 94 °C	30 Sekunden bei 94 °C
Anheften	1.30 Minute bei 65 °C	45 Sekunden bei 55 °C
Extension	40 Sekunden bei 72 °C	1 Minute bei 72 °C
25 x		
Denaturierung	30 Sekunden bei 94 °C	30 Sekunden bei 94 °C
Anheften	1 Minute bei 58 °C	45 Sekunden bei 50 °C
Extension	40 Sekunden bei 72 °C	40 Sekunden bei 72 °C

## DGGE

Die PCR-Amplifikate der Bakteriengemeinschaft aller Seen wurden mittels DGGE (FISCHER & LERMAN 1979) entsprechend ihrer Basenabfolge (Sequenz) aufgetrennt. Infolge eines linearen Gradienten denaturierender Substanzen (Harnstoff und Formamid) erfolgte die Trennung der gleichlangen, doppelsträngigen DNA-Fragmente. Unterschiede in der Sequenz weisen Unterschiede im Schmelzverhalten und dementsprechend in der Position auf dem Gel auf. Die Bandenmuster der DGGE spiegeln infolgedessen die in der Seeprobe vorhandenen

diversen Sequenzen wider, was ebenfalls Aussagen zur Diversität in der Populationsstruktur zulässt. Der Vergleich zwischen Gemeinsamkeiten und Unterschieden im Bandenmuster ermöglicht so die Gegenüberstellung des Populationsgefüges innerhalb des kleinskaligen Profils jedes einzelnen Sees als auch zwischen den drei Untersuchungsobjekten.

Für die DGGE wurde ein PhorU-System der Firma Ingeny (Leiden, Niederlande) benutzt. Die verwendeten Stammlösungen umfassten 0 bzw. 80 % (Tab. 10). Für den entsprechenden Denaturierungsgradienten (Chromatiaceae 55-70 %, Chlorobiaceae 45-55 %) wurden die Stammlösungen vermischt. Anschließend wurden beide Lösungen in zwei getrennte Kammern eines Gradientenmischers gefüllt, der im weiteren Schritt beide Lösungen langsam vermischt, während diese über ein Schlauchsystem zwischen die Gießplatten eingeleitet werden. Im unteren Teil der Kammer ist dementsprechend ein höherer Anteil an denaturierenden Chemikalien vorhanden. Unmittelbar vor dem Einschalten des Gradientenmischers wurden Lösung A und B mit je 100 µl APS-Lösung (Ammoniumpersulfat 10 %) sowie je 12 µl TEMED (Tetramethylethyldiamin) versetzt, um die Polymerisation einzuleiten. Das Sammelgel wurde anschließend direkt über das Gradientengel aufgetragen. Wie im Fall des Gradientengels erfolgte zum Polymerisieren des Sammelgels die identische Zugabe an APS-Lösung (10 %) und TEMED.

**Tab. 10:** Stammlösungen für das Gradientengel.

	<b>Lösung A (0 %)</b>	<b>Lösung B (80 %)</b>
Formamid (40 % v/v)	0 ml	8 ml
TAE 50x (pH 7,4)	0,5 ml	0,5 ml
Acrylamid (40 %)	3,75 ml	3,75 ml
Harnstoff	0 g	8,4 g
dd H <sub>2</sub> O	auf 25 ml	auf 25 ml

Das fertige Gel konnte im Anschluss in die Elektrophoresekammer (PhorU-System, Ingeny, Goes, Niederlande) mit 40 °C vorgewärmten Laufpuffer (1xTAE-Puffer) platziert werden. Danach wurde der Puffer auf 60 °C erwärmt. Vor dem Auftragen der Proben (ca. 15 µl Probevolumen entspricht ca. 500 µg DNA) wurden diese mit 3 µl Auftragspuffer (7 ml Glycerin, 2,5 ml MilliQ-Wasser, 2 % Bromphenolblau) versetzt. Das Gelsystem wurde an eine Spannungsquelle angeschlossen und lief bei 100 Volt für 20 Stunden. Im Anschluss der Elektrophorese erfolgte die Färbung des Gels für 30 Minuten mit einer Färbelösung aus 30 ml 1xTAE-Puffer und 3 µl SYBRGold® (Qbiogene, Illkirch, Frankreich) sowie eine direkte Entfärbung mit destilliertem Wasser für 10 Minuten. Zuletzt wurde das gefärbte Gel auf einen AlphaImager (Biozym Scientific GmbH, Hessisch Oldendorf, Deutschland) überführt und unter UV-Licht (AlphaImaging) fotografiert. Für eine fundierte Aussage zur Einschätzung der Populationsdiversität wurde eine Clusteranalyse (Gel Compare II, Version 5.5) unter dem Einfluss der Ähnlichkeitsmatrizen durchgeführt.

DGGE-Banden unterschiedlicher Höhe wurden ausgeschnitten und die darin enthaltene DNA in den nächsten Schritten eluiert, reamplifiziert und an letzter Stelle sequenziert, um Erkenntnisse zu den dominierenden Schwefelbakterien der Seen zu erlangen. Für das Aus-

schließen von Fehlern wurden einzelne Banden gleicher Höhe mehrfach ausgeschnitten. Diese Vorgehensweise diente als Kontrolle, ob es sich um das gleiche Bakterium handelt.

#### Elution und Reamplifizierung

Das Ausschneiden der Banden erfolgte mittels eines sterilen Skalpells. Für die anschließende Elution der enthaltenen DNA wurden die ausgeschnittenen Banden mit 50 µl sterilem 1xTE-Puffer überschichtet und über Nacht bei 4 °C inkubiert. Direkt im Anschluss wurde die Reamplifizierung durchgeführt.

Die Reamplifizierung der eluierten DNA erfolgte nach dem Protokoll der PCR (Kapitel 4.3.4.2). Einziger Unterschied innerhalb der PCR-Durchführung lag in der Verwendung der Primer zur Amplifizierung des Abschnittes des 16S rRNA Genes (10 pmol µl<sup>-1</sup>), welche im Fall der Reamplifizierung keine GC-Klammer besitzen. Für die Chromatiaceae wurde der Short-Primer GC1392r (5'- ACG GGC GGT GTG TAC -3') und für die Chlorobiaceae GC341f (5'- CCT ACG GGA GGC AGC AG -3') verwendet. Pro PCR-Reaktion kamen 2 µl der eluierten DNA zum Einsatz.

#### Reinigung der PCR-Produkte

Nach der Reamplifizierung erfolgte die Reinigung der PCR-Produkte nach ROSENTHAL et al. (1993). Zunächst wurde die Probe im 1:1-Verhältnis mit PEG-Lösung [13 g PEG 4000, 67 mg MgCl<sub>2</sub>, 25 ml Na-Acetat (1,2 M, pH 5,2), 50 ml MilliQ-Wasser] vermischt. Nach einer Inkubationszeit von 20 Minuten bei Raumtemperatur konnte das Probengemisch bei 13000 x g für weitere 20 Minuten zentrifugiert und der Überstand entfernt werden. Anschließend erfolgte ein Waschschriff mit 70 %-igem Ethanol (Zentrifugation für 10 Minuten bei 13000 x g) bevor das PCR-Produkt in TE-Puffer bis zur weiteren Bearbeitung überführt wurde.

#### Sequenzierung

Die direkte Sequenzierung eines definierten DNA-Abschnittes gibt Aufschluss über die genaue Basenabfolge. Um die Nucleotidsequenz des PCR-Produktes zu ermitteln erfolgte die Sequenzierung der vorbereiteten Proben bei der Firma Macrogen Inc. 1001, World Meridian Venture Center (Korea). Die Sequenzen wurden anschließend mit dem Programm ChromasLite (Technelysium Pty Ltd 2007) analysiert, um Fehlbereiche in der Basenabfolge auszuschließen. Durch den Vergleich mit Sequenzen von Reinkulturen einer Gattung oder Gruppe von Organismen (Accessionsnummern zu jeder Sequenz – Siehe Kapitel 7.2.3) erfolgte ein Versuch der Zuordnung der Ergebnisse. Dafür wurde die Nucleotid-Datenbank (NCBI – National Center for Biotechnology Information) im Internet genutzt. Mittels einem Phylogenie-Softwarepaket ARB (LUDWIG et al. 2004) konnte ein Vergleich zwischen den veröffentlichten NCBI-Sequenzen phototropher Bakterien und der eigenen Sequenzen innerhalb eines Stammbaums erzielt werden.



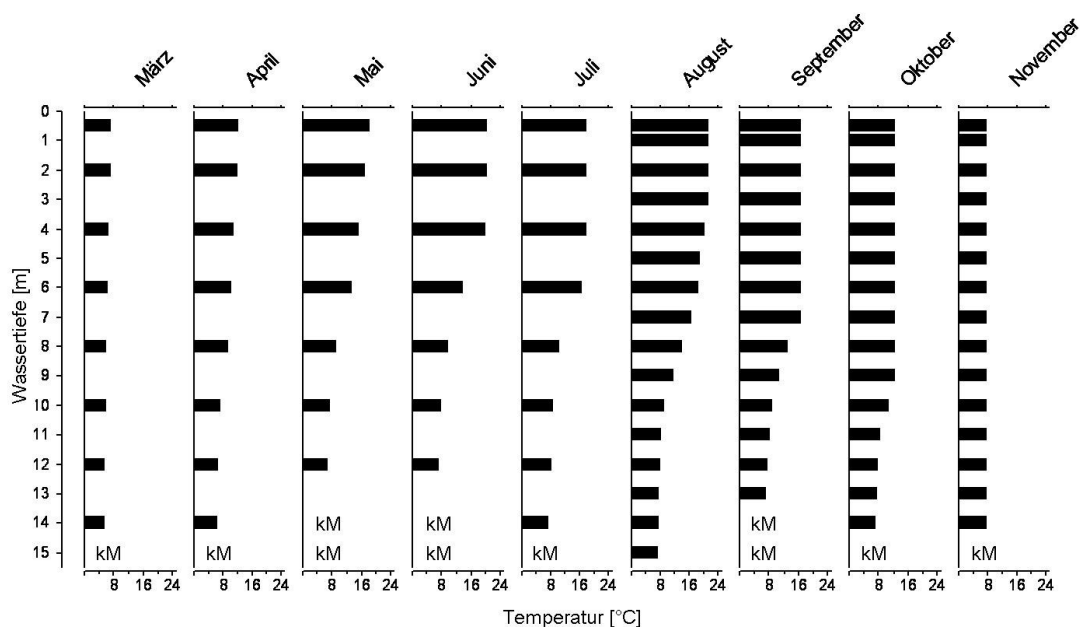
## 5 Ergebnisse & Diskussion

### 5.1 Untersuchung des Nährstoff- und Sauerstoffhaushalts der Gewässer sowie das rezente Auftreten phototropher Bakterien

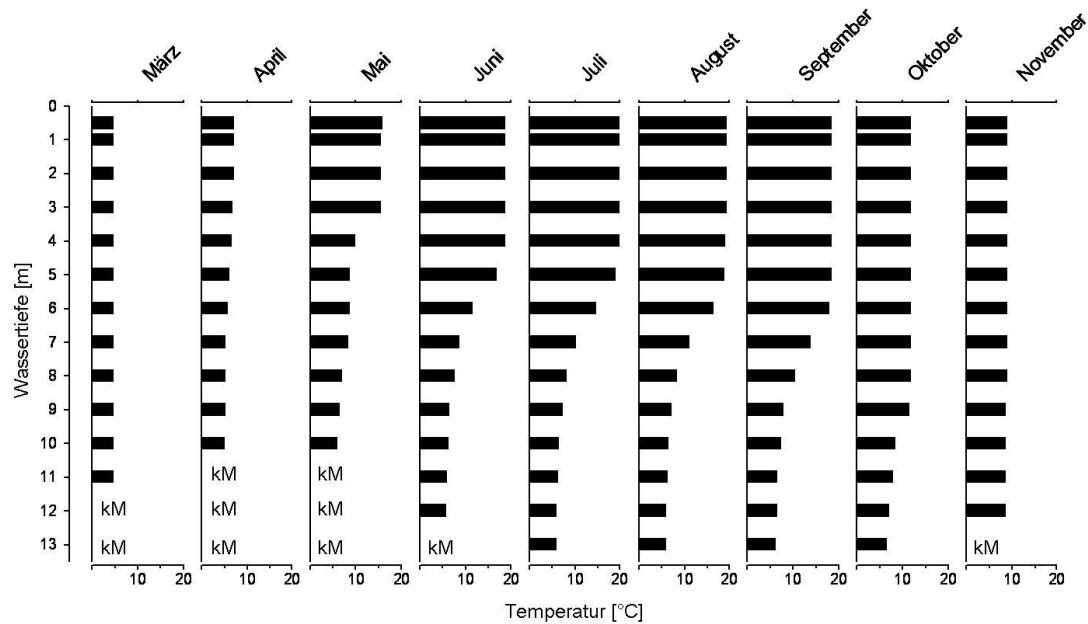
Das Auftreten anaerober phototropher Bakterien ist auf die Sommerstagnation begrenzt (OVERMANN et al. 1998, CHAPIN et al. 2004). Zum Zeitpunkt des Einsetzens dieser temperaturbedingten Dichteschichtung bildet sich ein anoxisches Hypolimnion, welches für die Entwicklung der phototrophen Bakteriengesellschaft entscheidend ist (VILA et al. 1998). Die Abhängigkeit ihres Auftretens vom Einsetzen der Sommerstagnation sollen die nachfolgenden saisonalen Untersuchungen des Nährstoff- und Sauerstoffhaushalts der Gewässer verdeutlichen.

#### 5.1.1 Untersuchung der saisonalen Schichtung während der Sommerstagnation

Im Dudinghausener See endet die Frühjahrszirkulation 2007 mit dem Monat März und ab April setzt stufenweise die Temperaturschichtung ein (Abb. 11). Im Epilimnion (Oberflächenwasser) sind maximale Temperaturen von 12,2 °C zu verzeichnen, im Gegensatz zu 7 °C im Hypolimnion (Tiefenwasser). Im Gültzsee beginnt dagegen 2008 das Einsetzen der Temperaturschichtung erst im Mai (Abb. 12). Im Epilimnion werden Temperaturen von 15,7 °C gemessen, gefolgt vom Metalimnion – der Sprungschicht mit einem steilen Temperaturgradienten von 15,4 °C zu 8,5 °C – und letztlich das Hypolimnion mit rund 6 °C.



**Abb. 11:** Jahresverlauf 2007 vom Temperaturgradient der Wassertiefe im Dudinghausener See (kM = keine Messung, Mai bis Juli Messung in 2 m-Auflösung, August bis November Auflösung in 1 m-Schritten).

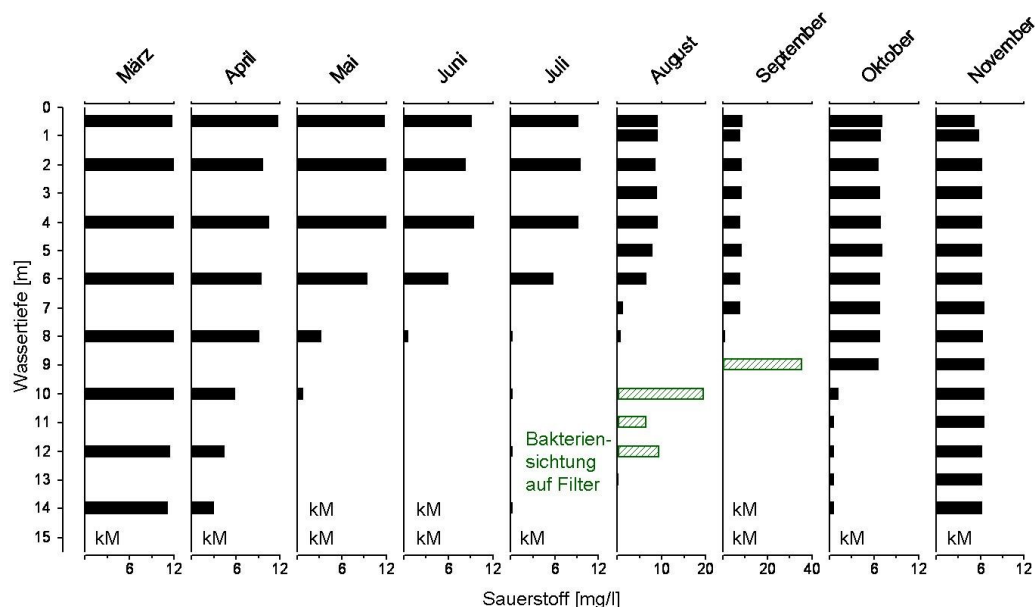


**Abb. 12:** Jahresverlauf 2008 vom Temperaturgradient der Wassertiefe im Gültzsee (kM = keine Messung, Messung durchgängig in einer Auflösung von 1 m-Schritten).

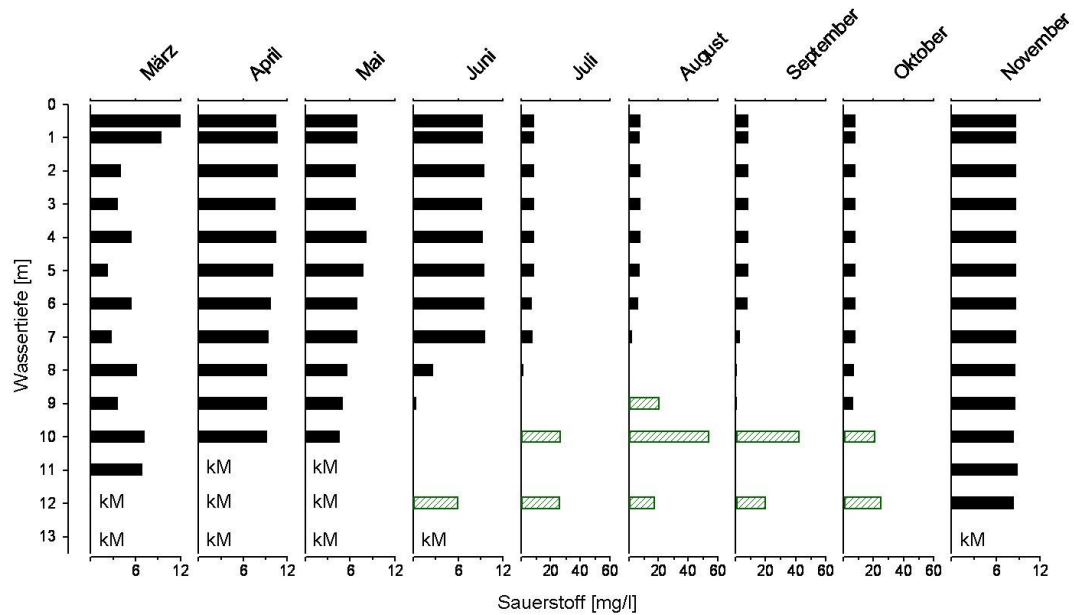
Bei Einsetzen der temperaturbedingten Dichteschichtung ist für beide Seen ein Rückgang der Sauerstoffkonzentration im Hypolimnion zu verzeichnen (Abb. 13 und 14). Mit fortschreitender Stagnation des Wasserkörpers sinkt der Sauerstoffgehalt im Hypolimnion, weshalb bereits im Juni oberhalb des Sedimentes bis 10 m Wassertiefe eine anoxische Wasserschicht vorliegt. In diesem Monat konnte im Gültzsee bereits die erste Entwicklung der anaeroben phototrophen Bakterien anhand der Pigmentanalyse nachgewiesen werden (Abb. 14 – zu beachten, Konzentrationsangaben beziehen sich auf punktuelle Einzelbestimmungen ausgewählter Tiefen). Im Dudinghausener See hingegen konnte trotz anaerober Bedingungen ab Mai das Auftreten der Mikroben erst ab Juli nachgewiesen werden (Abb. 13). Essentielle Bedingungen [Stagnation, Stabilität und Dauer anoxischer Bedingungen, ausreichende Sulfid- und Lichtverfügbarkeit (siehe auch Kapitel 5.2)] für das Wachstum der Bakterien waren somit im Gültzsee bereits eher gegeben (VILA et al. 1998). Mit zunehmender Stagnation wandern die anaeroben Mikroben, welche mit der suboxischen Zone im Zusammenhang stehen, in der Wassersäule nach oben (STEENBERGEN & KORTHALS 1982). Der Temperatur- und Sauerstoffgradient erreicht in beiden Seen seine stärkste Ausbildung im August mit rund 20 °C im Epilimnion (Sauerstoffsättigung ca. 9 mg l<sup>-1</sup>) und etwa 8 °C im Hypolimnion (sauerstofffrei). Die höchsten Pigmentkonzentrationen der phototrophen Bakterien innerhalb der vorliegenden Ergebnisse wurden für den Dudinghausener See im September und für den Gültzsee im August gemessen (Abb. 13 und 14), was die zeitigere Entwicklung der Bakterien in diesem See bekräftigt. In anderen Untersuchungen dimiktischer Seen wurde ebenfalls im Spätsommer die maximale Biomasseentwicklung dieser Bakteriengemeinschaft beobachtet (STEENBERGEN & KORTHALS 1982, OVERMANN et al. 1998). Das sukzessive Einsetzen der Herbstzirkulation beginnt im Dudinghausener See bereits im Oktober, was die geringe Sauerstoffanreicherung im Hypolimnion verdeutlicht. Zu diesem Zeitpunkt war ein Nachweis an phototrophen Bakterien innerhalb der Wassersäule nicht mehr möglich. Der Sauerstoffkontakt reichte

demnach aus, um die weitere Entwicklung der anaeroben Mikroben zu stören. Nach der vollständigen Durchmischungsphase (Messung am 13.11.2007) umfasst die gesamte Wassersäule eine einheitliche Temperatur von  $7,7\text{ }^{\circ}\text{C}$  und ist mit ca.  $6,5\text{ mg l}^{-1}$  vollkommen sauerstoffgesättigt. Im Gültzsee hingegen ist im Oktober noch eine stabile thermische Schichtung mit ausreichenden Lichtverhältnissen nachweisbar (siehe Kapitel 5.2). Bis Anfang des Monats konnten dort die Mikroben beobachtet werden, wenn auch nur mit geringen Pigmentkonzentrationen. Zur Messung am 11.11.2008 verdeutlichen die Temperatur- als auch Sauerstoffwerte den Zustand nach vollzogener Herbstzirkulation. Die Wassersäule umfasst einheitlich eine Temperatur von  $9\text{ }^{\circ}\text{C}$  und ist ca.  $8,7\text{ mg l}^{-1}$  sauerstoffreich. Infolge der Zirkulation und der Sauerstoffsättigung des Seekörpers beider Gewässer sterben die anaeroben Bakterien und sinken auf den Sedimentgrund ab (KARHUNEN et al. 2013).

Für den Dagowsee erfolgte keine saisonale Beprobung. Berichten zur Folge endet die Frühjahrszirkulation im April (mündliche Mitteilung). Im Mai kommt es stufenweise zur temperaturbedingten Dichteschichtung und zur Entwicklung der phototrophen Schwefelbakterien verbunden mit dem Beginn der Sauerstoffzehrung im Hypolimnion (OVERMANN et al. 1998, GLAESER & OVERMANN 2003). Die Thermo-/Oxykline befindet sich zwischen 4 und 6 m Wassertiefe. Aufgrund der geringen maximalen Tiefe des Dagowsees von ca. 9,5 m umfasst das Hypolimnion den Bereich unter 6 m Tiefe. Der Zustand der Sommerstagnation besteht bis in den September (GLAESER & OVERMANN 2003). Ende September bzw. Anfang Oktober erfolgt die Herbstzirkulation und das Verschwinden der Bakterien innerhalb der Wassersäule.



**Abb. 13:** Jahresverlauf 2007 vom Sauerstoffgradient der Wassertiefe (schwarze Balken) und der Chlorobiaceae [schraffierte grüne Balken – Punktuelle Einzelbestimmung der Konzentration an Bacteriochlorophyll e ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) in ausgewählten Tiefen] im Dudinghausener See (kM = keine Messung, Mai bis Juli Sauerstoffmessung in 2 m-Auflösung, August bis November Auflösung in 1 m-Schritten).



**Abb. 14:** Jahresverlauf 2008 vom Sauerstoffgradient der Wassertiefe (schwarze Balken) und der Chlorobiaceae [schraffierte grüne Balken – Punktuelle Einzelbestimmung der Konzentration an Bacteriochlorophyll e ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) in ausgewählten Tiefen] im Gültzsee (kM = keine Messung, Sauerstoffmessung durchgängig in 1 m-Schritten).

In beiden saisonal untersuchten Seen konnte zeitgleich zur Entwicklung der Chlorobiaceae (Grüne Schwefelbakterien – siehe Abb. 13 und 14) auch das Auftreten der Chromatiaceae (Schwefelpurpurbakterien) anhand des spezifischen Pigments Okenon nachgewiesen werden (Tab. 11). Unterschiede im Konzentrationsverhältnis beider Pigmente (Bacteriochlorophyll e, Okenon) lassen zumindest beim Gültzsee auf eine divergente vertikale Verteilung beider Familien (Chromatiaceae und Chlorobiaceae) schließen. Diese Stratifikation innerhalb der Wassersäule wird im Kapitel 5.1.2 ausführlicher dargestellt.

**Tab. 11:** Entwicklung der Chromatiaceae im Hypolimnion vom Dudinghausener See 2007 und Gültzsee 2008 anhand der Konzentration an Okenon in  $\mu\text{g l}^{-1}$  (Punktuelle Bestimmung – kM = keine Messung).

See	Tiefe [m]	Juni	Juli	August	September	Oktober
<b>Dudinghausener See 2007</b>	9		kM	kM	<b>0,295</b>	
	10		kM	<b>0,140</b>	kM	
	11		kM	<b>0,046</b>	kM	
	12		kM	<b>0,074</b>	kM	
<b>Gültzsee 2008</b>	8	kM	kM	<b>0,039</b>		<b>0,006</b>
	9	kM	kM	<b>0,616</b>	kM	kM
	10	kM	<b>0,457</b>	<b>0,407</b>	<b>0,377</b>	<b>1,074</b>
	11	kM	kM	kM	kM	kM
	12	<b>0,042</b>	<b>0,092</b>	<b>0,126</b>	<b>0,146</b>	<b>0,180</b>

Neben den nachgewiesenen Bakterienpigmenten besitzen beide Familien weitere spezifische Leitpigmente (LE BRIS et al. 1998). So enthalten die Chromatiaceae das Bacteriochlorophyll a (Bchl a). Dieses Bacteriochlorophyll konnte jedoch in keiner Probe nachgewiesen werden.

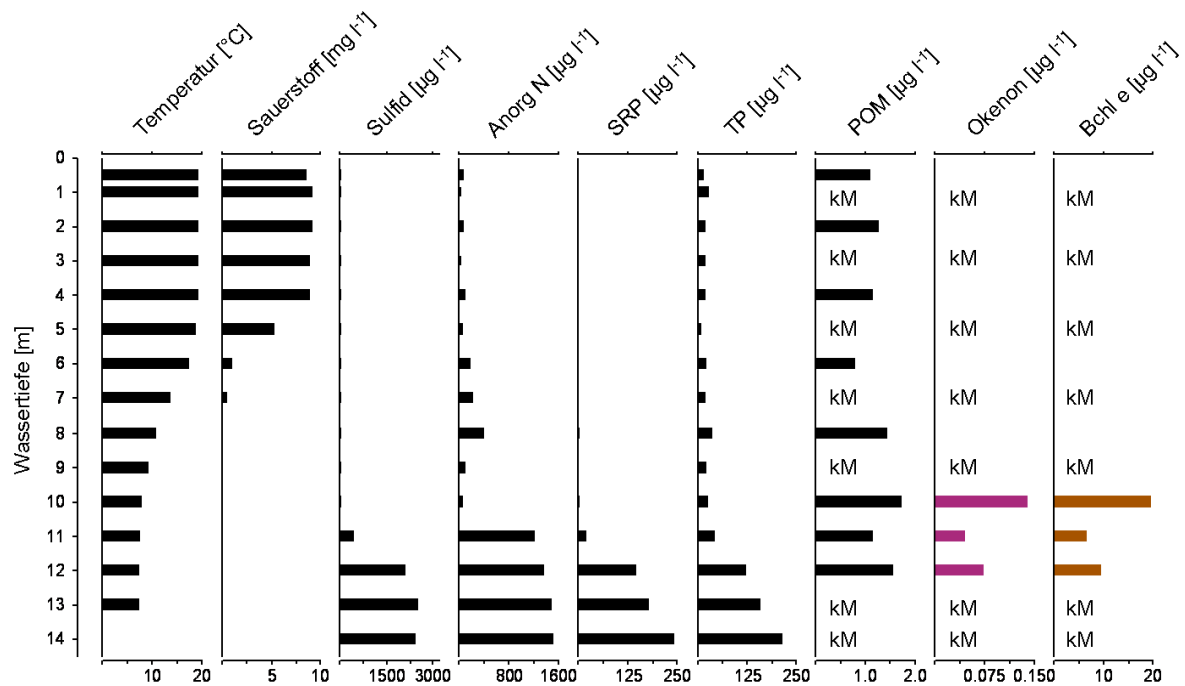
VILA et al. (1998) detektierten mit Hilfe der HPLC bei ihren Untersuchungen an 24 amerikanischen Seen mit Chromatiaceae auch nur in 12 Seen das Bchl a. Es ist zu vermuten, dass entweder aufgrund einer zu geringen Konzentration der Nachweis von Bchl a in den drei untersuchten Seen nicht möglich war oder aber die HPLC-Methodik nach BARLOW et al. (1997) für den Nachweis dieses Bakterienpigmentes doch nicht geeignet ist. LE BRIS et al. (1998) verdeutlichen in einem Vergleich zwischen zwei HPLC-Messmethoden die Abhängigkeit der Pigmentauflösung (Quantität und Qualität) von der HPLC-Methodik, da sich große Unterschiede in der Anzahl nachgewiesener Pigmente bei gleicher Probe zeigten. Bei einer Analyse fehlte z.B. der Nachweis eines entscheidenden Bakterienpigments Spirilloxanthin. Eine quantitativ schlechtere Pigmentauflösung könnte der Grund sein, warum nur wenige Nachweise von Bchl a mittels HPCL-Methodik vorliegen. Die Schwierigkeit eines Nachweises von Bchl a mittels HPLC-Detektion beschreiben ebenfalls CAMACHO et al. (2000). Die meisten analytischen Nachweise beruhen vorwiegend auf spektrometrischen Untersuchungen (RÜCKER 1997, GLAESER & OVERMANN 2003, CHAPIN et al. 2004). Dies ist u.a. auch der einfacheren Messmethode geschuldet. Neben dem Bchl a konnte ebenfalls das spezifische Carotenoid Isorenieraten der Chlorobiaceae nicht detektiert bzw. nicht identifiziert werden. Als Ursache kann wiederum ein analytisches Problem der HPLC-Analyse nicht ausgeschlossen werden. Zudem weist es ein sehr ähnliches Absorptionsspektrum als auch eine annähernd gleiche Retentionszeit wie  $\beta$ -Caroten auf. In den meisten Untersuchungen erfolgte der analytische Nachweis der Chlorobiaceae durch die Bestimmung der spezifischen Bacteriochlorophylle.

### 5.1.2 Vertikale Untersuchung der Wassersäule während der Sommerstagnation

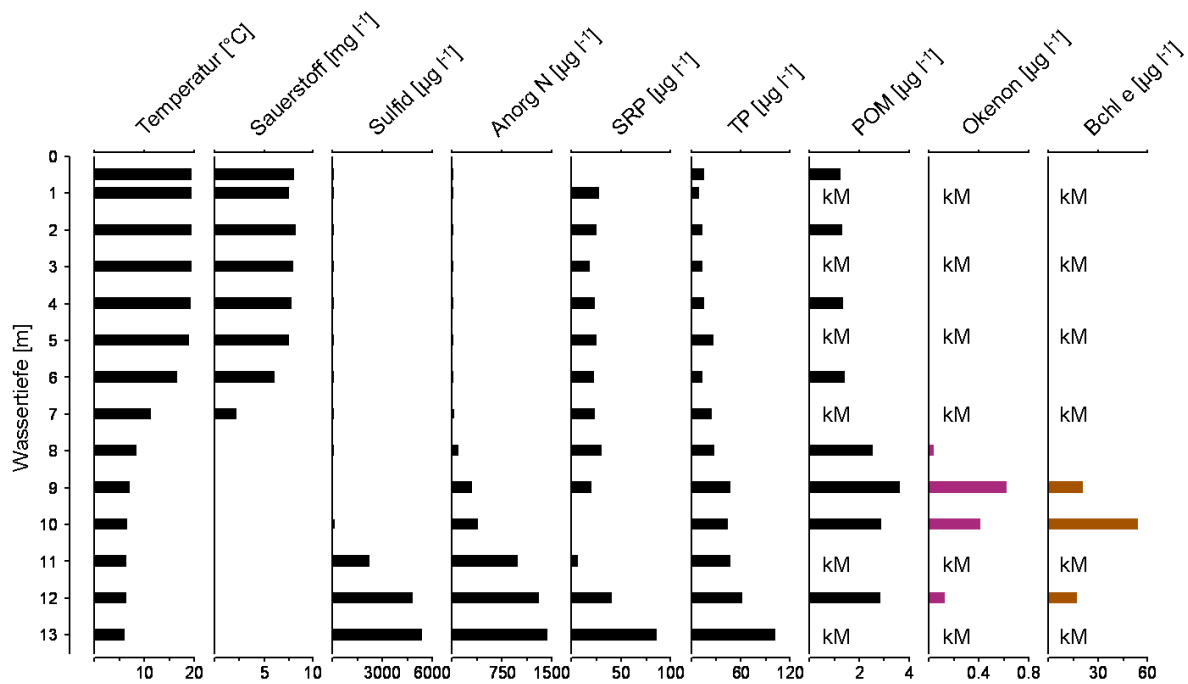
Das rezente Vorkommen phototropher Schwefelbakterien konnte nach der Ausprägung der Temperaturschichtung und einer Abnahme des Sauerstoffgehalts (Anaerobie) im Hypolimnion in allen drei Seen nachgewiesen werden. Mit zunehmender Ausprägung der Stagnation stieg die Bakterienbiomasse im Hypolimnion an. In diesem Abschnitt werden die vertikalen Gradienten innerhalb der Wassersäule aller drei Seen zum Zeitpunkt des stärksten Bakterienwachstums hinsichtlich Nährstoffe und Pigmente verglichen. Die höchsten Bakterienbiomassen (Pigmentkonzentrationen) konnten im Spätsommer nachgewiesen werden. Die Ergebnisse der Untersuchungen beziehen sich daher auf vertikale Profile vom 29.08.2007 (Dudinghausener See – Abb. 15), 19.08.2008 (Gültzsee – Abb. 16) und 13.09.2007 (Dagowsee – Abb. 17).

In allen drei Seen wird während der Sommerstagnation im Epilimnion und Teilen des Metalimnions Sauerstoff produziert, was die Sauerstoffwerte verdeutlichen. Im Hypolimnion laufen ausschließlich sauerstoffzehrende Prozesse ab, was im Sauerstoffdefizit unterhalb von 7 m Wassertiefe erkennbar ist. Im anaeroben Hypolimnion kommt es zur Schwefelwasserstoffbildung. Die Profile (Temperatur, Sauerstoff und Sulfid) vom Dudinghausener See und Gültzsee ähneln sich aufgrund der vergleichbaren maximalen Seetiefe stärker, während sich der Gradient vom Dagowsee auf seine geringe maximale Tiefe (ca. 9,5 m) beschränkt. Neben

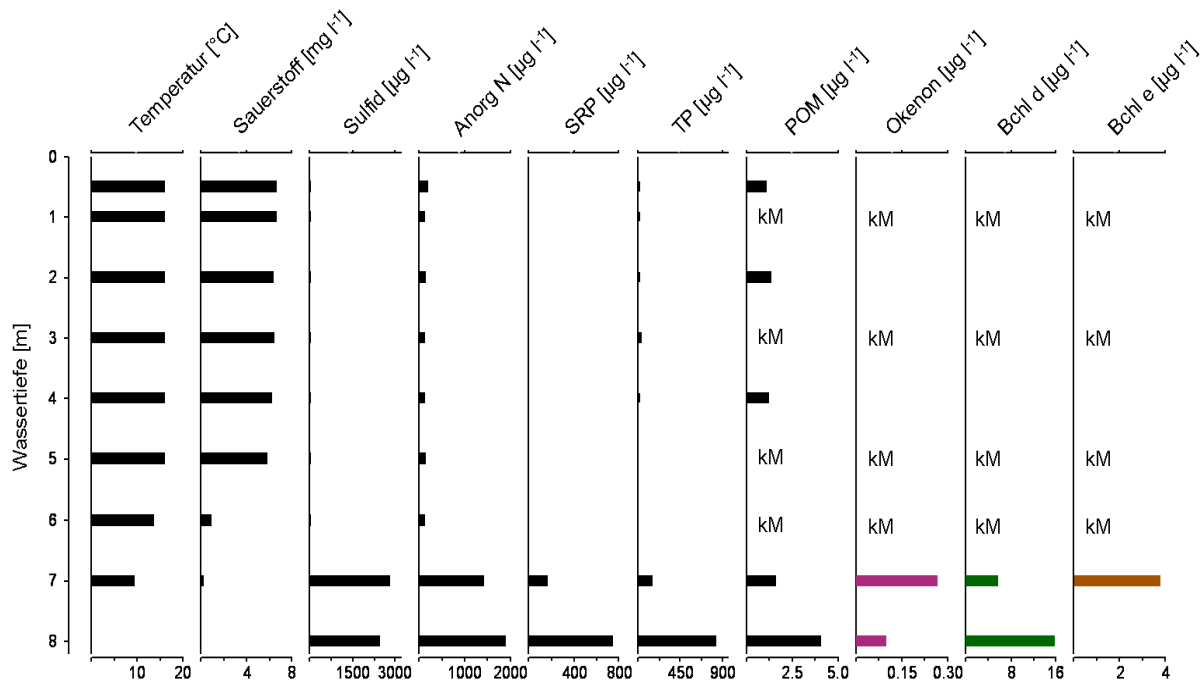
dem Sulfid zeigen auch die anderen gelösten Nährstoffe (anorganischer gelöster Stickstoff, gelöster reaktiver Phosphor) die höchsten Konzentrationen direkt über dem Sedimentgrund.



**Abb. 15:** Temperatur, Sauerstoff sowie die Nährstoffkonzentrationen und Bakterienpigmente im vertikalen Gradienten des Dudinghausener Sees vom 29.08.2007 (Anorg N – anorganischer gelöster Stickstoff, SRP – gelöster reaktiver Phosphor, TP – Totalphosphor, POM – partikuläres organisches Material, Bchl – Bacteriochlorophyll, kM – keine Messung).



**Abb. 16:** Temperatur, Sauerstoff sowie die Nährstoffkonzentrationen und Bakterienpigmente im vertikalen Gradienten des Gültzsees vom 19.08.2008 (Erläuterung der Abkürzungen siehe Abb. 15).



**Abb. 17:** Temperatur, Sauerstoff sowie die Nährstoffkonzentrationen und Bakterienpigmente im vertikalen Gradienten des Dagowsees vom 13.09.2007 (Erläuterung der Abkürzungen siehe Abb. 15).

Der anorganische gelöste Stickstoff stellt neben seiner Funktion als essentieller Nährstoff gleichzeitig das Maß für den Abbau organischer Substanz dar. Infolge des Abbaus von tierischen und pflanzlichen Substanzen kommt es zur Ammoniumfreisetzung. Dieser Abbau erfolgt direkt an der Sedimentoberfläche und führt zu einer Freisetzung in das sauerstofffreie Hypolimnion aufgrund von Diffusionsprozessen. Dies verursacht zuerst eine Nährstoffzunahme über dem Sediment. Das Phosphat (SRP) im Sediment diffundiert ebenfalls zurück ins Hypolimnion, wenn über dem Seegrund anaerobe Bedingungen vorherrschen und das Phosphat somit nicht oxisch gebunden werden kann. Dieser Vorgang wird als „interne Düngung“ bezeichnet (PETTERSSON 1998). Für den Dudinghausener See sind die gemessenen Konzentrationen über dem Sediment von 2007 vergleichbar mit früheren Untersuchungen (SELIG & SCHLUNGBAUM 2001, HÜBENER et al. 2002). Trotz vorhandener Anaerobie ist oberhalb von 12 m Tiefe sowohl im Dudinghausener See als auch im Gültzsee eine deutliche Abnahme der Phosphatkonzentrationen zu erkennen. Dieser Rückgang in der Phosphatkonzentration ist auf die Phosphataufnahme durch die phototrophen Bakterien zurückzuführen (siehe Kapitel 2.5). Anhand der Bakterienpigmente Okenon (Chromatiaceae) sowie Bchl e und d (braun- und grün-pigmentierte Chlorobiaceae) wird deutlich, dass sich die Bakterien-schicht direkt über den nährstoffreichen Schichten oder wie beim Dagowsee innerhalb dieser Schicht befindet. Dabei kann es bei diesen Mikroben auch zur Polyphosphatspeicherung kommen, wie bereits im Dudinghausener Sees nachgewiesen werden konnte (SELIG et al. 2004). Diese Anreicherung der Bakterienbiomasse wird neben den Pigmentmessungen auch durch die Messungen des partikulären organischen Materials (POM) bestätigt. So konnten höhere POM-Gehalte in dem Tiefenbereich mit hohen Pigmentkonzentrationen nachgewiesen werden. Die Profilmessungen der gelösten Nährstoffe

(insbesondere Phosphat) als auch der Bakterienbiomassen lassen für alle drei Seen die Schlussfolgerung zu, dass die phototrophe Mikrobengemeinschaft im Hypolimnion eine „Barriere“ für den Nährstofftransport darstellt. Dies ist insbesondere für den Phosphorkreislauf von Bedeutung, da Phosphor meist der limitierende Faktor der Primärproduktion in Seen ist (GUJER 1999). Das bedeutet, dieses in der Bakterienbiomasse inkorporierte Phosphat der hypolimnischen Gemeinschaft steht dem Plankton im Epilimnion nach der Vollzirkulation nicht zur Verfügung, was zu einer Limitation der Phytoplanktonentwicklung in diesen Seen führt. Aus diesem Grund stellt die Phosphorakkumulation durch diese Bakteriengemeinschaft im Hypolimnion einen wichtigen Aspekt für die Nährstoffretention in Seen dar. Parallel zu der SRP-Abnahme ist eine Zunahme der Bakterienbiomasse zu erkennen, besonders in 10 m Tiefe vom Dudinghausener See und Gültzsee mit der größten Bakterienbiomasse (ca. 20 und 55  $\mu\text{g l}^{-1}$  Bchl e). Erst unterhalb dieser Mikrobenschicht kann eine Phosphaterhöhung, wie typisch für dimiktische Seen mit einem anaeroben Hypolimnion, nachgewiesen werden. Ein gleicher Effekt zeigt sich deutlich in der Sulfidkonzentration, wogegen der anorganisch gelöste Stickstoff geringere Abnahmen aufweist. Während die Sulfidkonzentration im Gültzsee in den Wassertiefen mit der größten Bakterienbiomasse 81 bis 140  $\mu\text{g l}^{-1}$  (9 bis 10 m Tiefe) beträgt, umfasst die Sulfidkonzentration im Dudinghausener See 9 bis 450  $\mu\text{g l}^{-1}$  (10 bis 11 m Tiefe). Der Dagowsee zeigt hingegen extrem hohe Konzentrationen mit 2800  $\mu\text{g l}^{-1}$  (7 m Tiefe). STEENBERGEN & KORTHALS (1982) berichten von einem sulfidlimitiertem Wachstum im See Vechten (Niederlande) unter 32  $\mu\text{g l}^{-1}$  Sulfid. CHAPIN et al. (2004) zeigte die regulatorische Wirkung der geringen Sulfidkonzentration (67  $\mu\text{g l}^{-1}$  Sulfid) am Beispiel des Konsortiums *Chlorochromatium aggregatum*. Konsortien bevorzugen generell Tiefen mit geringen Sulfidkonzentrationen bzw. wurden in Tiefen mit niedrigen Sauerstoffkonzentrationen beobachtet (OVERMANN et al. 1998). Insgesamt wird die Zusammensetzung der Gemeinschaft durch das Zusammenspiel mehrere Faktoren, wie die Seemorphologie als auch die physiko-chemischen Eigenschaften (z.B. Temperatur, Redoxbedingungen, Licht, Nährstoffeffekt) der Bakterienzone, bestimmt (CHAPIN et al. 2004). FRÖSTL & OVERMANN (1998) konnten bei der Hälterung von Konsortien unter Laborbedingungen auch die Abhängigkeit von Natrium  $\alpha$ -oxoglutarate belegen. Für Konsortien vom Dagowsee wird daher eine Wachstumslimitierung durch das Fehlen organischer Substrate vermutet (OVERMANN et al. 1998). BANENS (1990) berichtete sogar von einem Fehlen der Bakterien in einem Sommer aufgrund Veränderungen im Licht-, Gelbstoff- und Trübstoffanteil.

Die Konzentrationen der Bakterienpigmente geben neben Rückschlüssen zur vertikalen Verteilung auch Auskünfte zu der Dominanz jeder Familie innerhalb der Bakterienschicht (Tab. 12). Die phototrophen Mikroben sind über mehrere Meter in der Wassersäule vorzufinden, wobei sich die stärkste Bakterienbiomasse im oberen Bereich der Schicht befindet. Die Konzentration an Bacteriochlorophyllen ist dabei höher als vom Okenon. Für alle drei Seen liegt das Konzentrationsverhältnis der Pigmente beider Familien daher eindeutig auf Seiten der Chlorobiaceae (Bchl e bzw. d). Zu diesem Ergebnis kamen bereits



OVERMANN et al. (1998) für den Dagowsee. Die höchsten Pigmentkonzentrationen wurden im Gültzsee gemessen, wobei VILA et al. (1998) bei ihren Untersuchungen bedeutend höhere Konzentrationen von ca.  $900 \mu\text{g l}^{-1}$  Bchl d und rund  $700 \mu\text{g l}^{-1}$  Bchl e in den Seen nachgewiesen haben. Im Vergleich dazu sind die eigenen gemessenen Konzentrationen äußerst gering. Dies bekräftigt die Annahme einer vorliegenden Limitation des Bakterienwachstum, welche bereits OVERMANN et al. (1998) für den Dagowsee vermutet haben.

**Tab. 12:** Pigmentanteil ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) der Chromatiaceae (Okenon) und Chlorobiaceae [grün-pigmentiert (Bchl d) und braun-pigmentiert (Bchl e)] entsprechender Tiefen im Dudinghausener See 29.08.2007, Gültzsee 19.08.2008 und Dagowsee 13.09.2007 sowie von den Jahren 1995, 1996, 1998 und 1999 im Vergleich [<sup>1</sup>OVERMANN et al. 1998, <sup>2</sup>GLAESER & OVERMANN 2003, 1995/1996/1998 – wurde das Bchl d+e-Verhältnis bestimmt, kM – keine Messung erfolgt, kN – Peak nicht identifizierbar und somit kein Nachweis möglich].

	Jahr	Tiefe [m]	Okenon	Bchl a	Bchl d	Bchl e
<b>Dudinghausener See</b>	<b>2007</b>	<b>10</b>	0,14	kN	0	19,63
		<b>11</b>	0,05	kN	0	6,56
		<b>12</b>	0,07	kN	0	9,67
<b>Gültzsee</b>	<b>2008</b>	<b>8</b>	0,04	kN	0	0
		<b>9</b>	0,62	kN	0	21,20
		<b>10</b>	0,41	kN	0	54,57
<b>Dagowsee</b>	<b>1995<sup>1</sup></b>	<b>12</b>	0,13	kN	0	17,83
		<b>7,5</b>	kM	~ 17	~ 140	
		<b>7,75</b>	kM	~ 22	~ 340	
	<b>1996<sup>1</sup></b>	<b>8</b>	kM	~ 4	~ 180	
		<b>6,75</b>	kM	~ 30	~ 500	
		<b>7</b>	kM	~ 16	~ 180	
	<b>1998<sup>2</sup></b>	<b>8</b>	kM	~ 15	~ 110	
		<b>6,4</b>	kM	~ 58	~ 420	
		<b>7</b>	kM	~ 10	~ 90	
	<b>1999<sup>2</sup></b>	<b>8</b>	kM	~ 10	~ 100	
		<b>6,7</b>	~ 48	~ 68	~ 52	~ 500
		<b>6,8</b>	~ 32	~ 48	~ 62	~ 920
	<b>2007</b>	<b>7</b>	~ 8	~ 28	~ 40	~ 920
		<b>7</b>	0,27	kN	5,72	3,77
		<b>8</b>	0,10	kN	15,88	0

Der Dagowsee hebt sich nicht nur infolge seiner maximalen Tiefe von den beiden anderen Seen ab, sondern auch durch die nachgewiesenen Bakterienpigmente (Tab. 12). So konnte in diesem See neben Okenon und Bchl e auch das Bchl d detektiert werden, welches als Hauptpigment der grün-pigmentierten Chlorobiaceae gilt (VILA et al. 1998) und im Cross Reservoir einen Hinweis auf dichte Populationen von *Chlorochromatium aggregatum* darstellt (CHAPIN et al. 2004). Für den Dagowsee erfolgte der Nachweis dieses Konsortiums bereits durch GLAESER & OVERMANN (2004). Bchl e hingegen steht für die braun-gefärbten Vertreter Grüner Schwefelbakterien, wie beispielsweise das ebenfalls nachgewiesene Konsortium *Pelochromatium roseum* (OVERMANN et al. 1998). Eine hohe Konzentration an Bchl d im Dagowsee zeigt sich in 8 m Tiefe (ca.  $16 \mu\text{g l}^{-1}$ ). Sie beträgt das Vierfache vom Bchl e in 7 m, während Okenon in geringer Konzentration vorliegt. Beide letztgenannten Pigmente haben in

7 m Tiefe ihr Maximum. OVERMANN et al. (1998) beschrieben für 1995 und 1996 das Bchl d und e ebenfalls als dominante Pigmente im Dagowsee. Sie waren 18fach höher als die Konzentration vom Bchl a (Chromatiaceae). Auch Beprobungen in den Jahren 1998 und 1999 zeigten wesentlich höhere Werte auf Seiten der Chlorobiaceae-Pigmente wie in Tabelle 12 ersichtlich. Des Weiteren wird deutlich, dass die berechneten Pigmentkonzentrationen dieser vier Beprobungsjahre wesentlich höher liegen als die eigenen gemessenen Konzentrationen (HPLC-Methode). Es ist jedoch zu beachten, dass es sich bei den Messungen bis 1998 um kalkulierte Konzentrationen handelt (Fluoreszenz- und Spektrometriemessung). Erst 1999 erfolgten die Untersuchungen mittels einer HPLC-Methode nach BORREGO & GARCIA-GIL (1994) modifiziert durch GLAESER et al. (2001). Die Anwendung zweier unterschiedlicher HPLC-Messmethoden und Berechnungsverfahren für die Pigmentkonzentration führt jedoch zu einer großen Diversität in der Konzentrationshöhe und erschwert den Vergleich der Werte miteinander.

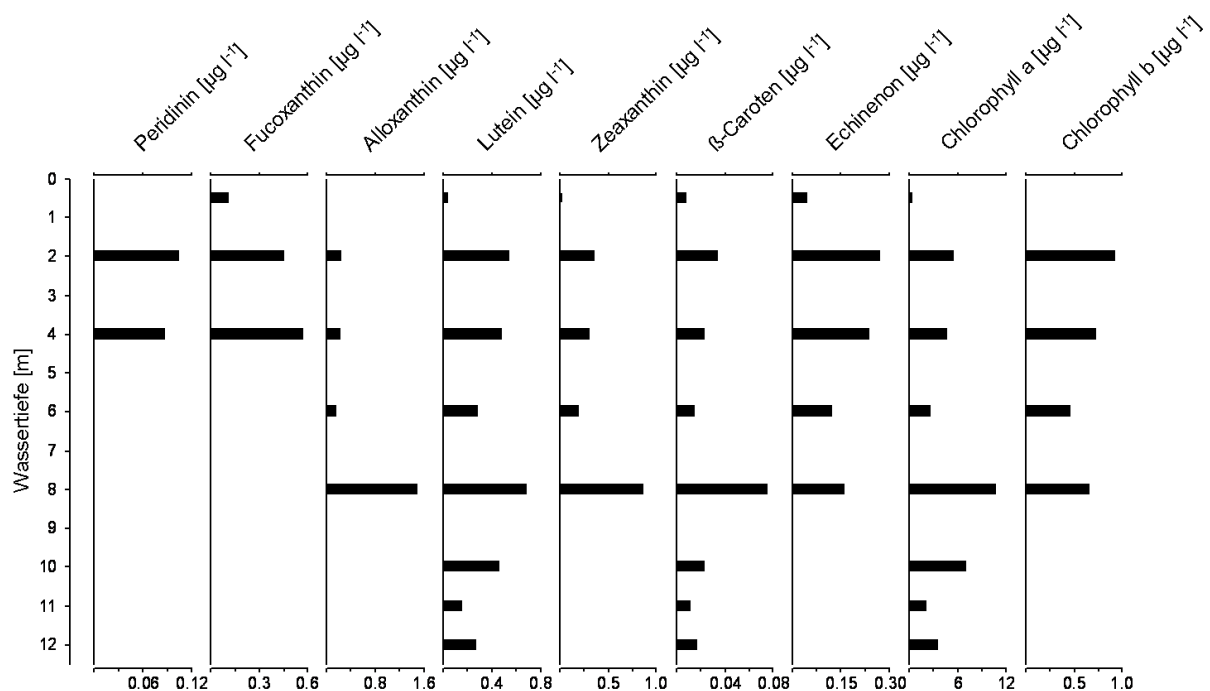
Interessant ist, dass das Bchl e der braun-gefärbten Chlorobiaceae im Gegensatz zum Bchl d im Dagowsee 2007 in 8 m Tiefe nicht mehr nachgewiesen werden konnte, obwohl sie laut Literatur gegenüber anderen Vertretern bevorzugt die tieferen Wasserschichten aufsuchen (MONTESINOS et al. 1983, VILA & ABELLA 1994). Als Ursache ist anzunehmen, dass unzureichende Lichtverhältnisse und/oder das erhöhte Vorkommen grün-pigmentierter Chlorobiaceae, welches ebenfalls Änderungen im Lichtspektrum hervorruft, verantwortlich sind. Im Vergleich zum Gültzsee und Dudinghausener See ist die maximale Konzentration an Bchl e im Dagowsee äußerst gering, während das Maximum an Okenon fast die Hälfte von der Konzentration im Gültzsee und fast das Doppelte vom Dudinghausener See umfasst (Tab. 13). Die Höhe vom Bchl e ( $55 \mu\text{g l}^{-1}$ ) im Gültzsee ist beispielweise vergleichbar mit Konzentrationen aus dem See Warner (Tab. 13). Interessant ist dabei das annähernd ähnliche Pigmentverhältnis. Die Konzentration an Bchl e (Chlorobiaceae) ist im See Warner größer als das Bchl a der Chromatiaceae. Bchl d (Hauptpigment der grün-pigmentierten Chlorobiaceae) ist in beiden Fällen nicht detektierbar. Im Dudinghausener See ist das gleiche Verhältnis festzustellen. Im Vergleich zum Gültzsee und See Warner umfassen die Bakterienpigmente aber weniger als die Hälfte der Konzentration. Der Dagowsee weist eher Parallelen zum niederländischen See Vechten (maximale Seetiefe 11,6 m) auf, wo ebenfalls Bchl d nachgewiesen werden konnte. STEENBERGEN & KORTHALS (1982) analysierten anhand der Papierchromatographie im See Vechten (Niederlande) das prozentuale Verhältnis der Bakterienpigmente zueinander. Die Pigmente der Chlorobiaceae hatten höhere Konzentrationen als die Chromatiaceae, wobei die Chromatiaceae anfänglich im See noch dominierten. Okenon und Bchl a umfassten dabei nur weniger als  $\frac{1}{3}$  vom Bchl d oder e. Bchl d belief sich auf das Doppelte von Bchl e. Dieses Konzentrationsverhältnis zeigt, dass die Biomasse der Chromatiaceae geringer ist als die der Chlorobiaceae. Im Dagowsee wird deutlich, dass die Konzentration an Bchl d um das Vierfache höher ist als die Konzentration von Bchl e. Bei den Untersuchungen im Jahr 1999 (GLAESER & OVERMANN 2003) weisen hingegen die braun-pigmentierten Chlorobiaceae (Bchl e) eine weitaus höhere Pigmentkonzentration auf (Tab. 12). Ein Vergleich der Okenonkonzentrationen mit Literaturdaten

erwies sich als schwierig, da die meisten Pigmentuntersuchungen auf spektrophotometrischen Messungen basieren, wo der Nachweis von Chromatiaceae zumeist mit Bchl a erfolgte.

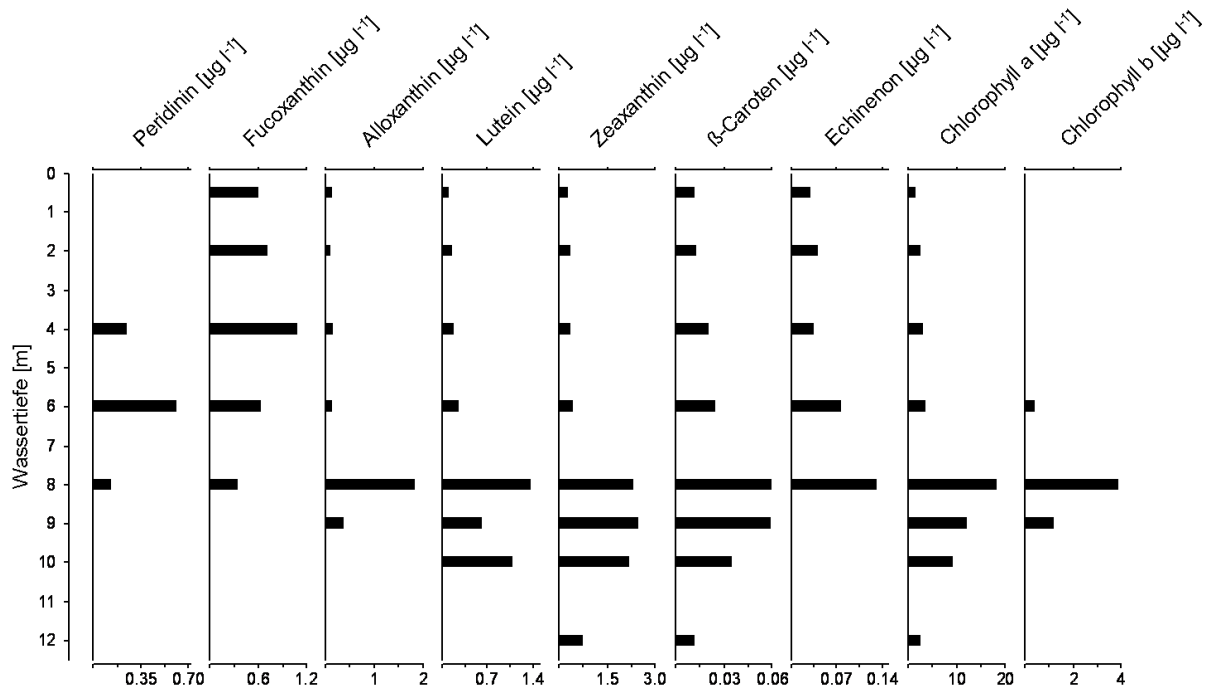
**Tab. 13:** Maxima der Pigmentkonzentration metalimnischer phototropher Gemeinschaften [Cyanobakterien und eukaryotische Phytoplankter (Chl a), Chromatiaceae (Okenon und Bchl a), grün-pigmentierte Chlorobiaceae (Bchl d), braun-pigmentierte Chlorobiaceae (Bchl e)] entsprechender Tiefen im Dudinghausener See, Gültzsee, Dagowsee, Vechten (Niederlande – STEENBERGEN & KORTHALS 1982) und sieben amerikanischen Seen (VILA et al. 1998); (Chl - Chlorophyll, Bchl - Bacteriochlorophyll).

	<b>Chl a</b> [ $\mu\text{g l}^{-1}$ (Tiefe)]	<b>Okenon oder Bchl a</b> [ $\mu\text{g l}^{-1}$ (Tiefe)]	<b>Bchl d</b> [ $\mu\text{g l}^{-1}$ (Tiefe)]	<b>Bchl e</b> [ $\mu\text{g l}^{-1}$ (Tiefe)]
Dudinghausener See	10,8 (8 m)	0,1 Okenon (10 m)	-	19,6 (10 m)
Gültzsee	18,1 (8 m)	0,6 Okenon (9 m)	-	54,6 (10 m)
Dagowsee	29 (7 m)	0,3 Okenon (7 m)	15,9 (8 m)	3,8 (7 m)
Vechten	25 (6-8 m)	4 Bchl a (6-8 m)	13,5 (6-8 m)	0,2 (6-8 m)
Warner	25,6 (12 m)	12 Bchl a (12,25 m)	-	61,7 (12,75 m)
Wood	32,4 (13,25 m)	17,6 Bchl a (13,25 m)	-	48,1 (13,25 m)
Crystal	42,4 (10,5 m)	78,1 Bchl a (12 m)	-	265,7 (12 m)
Silver I	28,7 (11,5 m)	107,1 Bchl a (12 m)	-	158,2 (12,5 m)
Minocqua	43,1 (9,5 m)	-	50,5 (11 m)	7,2 (11 m)
Palmetier	85,5 (9 m)	83,2 Bchl a (9,25 m)	24,8 (9,25 m)	31,8 (9,25 m)
Fish	22,3 (4 m)	2,1 Bchl a (10 m)	2,5 (10,5 m)	0,4 (11 m)

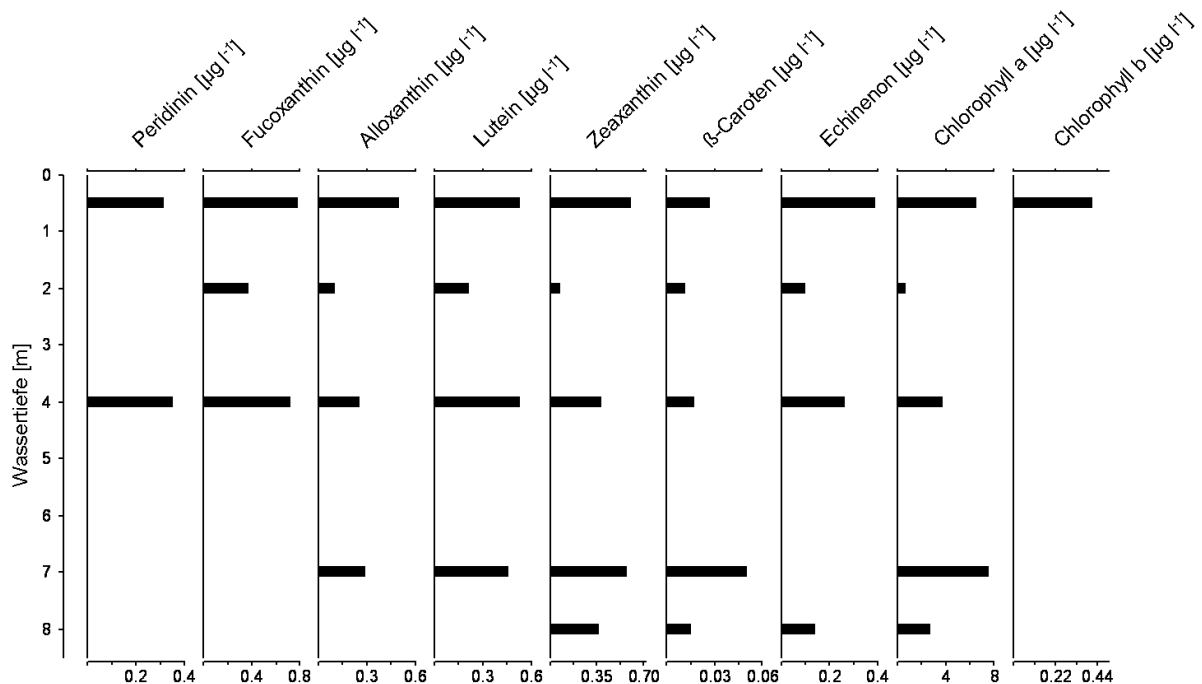
Für alle drei Untersuchungsgewässer wurden neben den bakteriellen Pigmenten auch die phytoplanktischen Pigmente analysiert (Abb. 18 bis 20).



**Abb. 18:** Messung der Pigmentgehalte des Phytoplanktons in den Tiefen 0,5 m; 2 m; 4 m; 6 m; 8 m; 10 m; 11 m und 12 m des Dudinghausener Sees vom 29.08.2007.



**Abb. 19:** Messung der Pigmentgehalte des Phytoplanktons in den Tiefen 0,5 m; 2 m; 4 m; 6 m; 8 m; 9 m; 10 m und 12 m des Gültzsees vom 19.08.2008.



**Abb. 20:** Messung der Pigmentgehalte des Phytoplanktons in den Tiefen 0,5 m; 2 m; 4 m; 7 m und 8 m des Dagowsees vom 13.09.2007.

Für den Dudinghausener See sind im Epilimnion größere Phytoplanktonbiomassen zu erkennen. Peridinin (Dinophyceae) und Fucoxanthin (Bacillariophyceae, Chrysophyceae, Dinophyceae, Diatomeen) beschränken sich nur auf diesen Bereich der Wassersäule. Echinenon (Cyanophyceae) und Chlorophyll b (Chlorophyceae) zeigen im Epilimnion ebenfalls die höchsten Konzentrationen. Die anderen Pigmente weisen dagegen ihre höchsten

Konzentrationen in 8 m Tiefe auf, insbesondere die Cryptophyceae (Alloxanthin). Das Auftreten einiger Phytoplankter (Chlorophyceae, Cryptophyceae, Cyanophyceae) zeigt sich direkt oberhalb bzw. innerhalb der Bakterienschicht (10-12 m Tiefe). Die Anwesenheit der Cyanobakterien konnte auch mittels Mikroskopuntersuchungen bestätigt werden (siehe Kapitel 5.3).

SELIG et al. (2009) beschrieben das Phytoplankton in 0,5 m Wassertiefe des Gültzsees für das Jahr 2008. Dieses setzte sich im Wesentlichen aus sechs Algenklassen zusammen: Chlorophyceae (Lutein, Chlorophyll b), Bacillariophyceae (Fucoxanthin), Cryptophyceae (Alloxanthin), Chrysophyceae (Fucoxanthin), Dinophyceae (Peridinin, Fucoxanthin) sowie Cyanophyceae (Echinenon, Zeaxanthin), wobei die Chloro- und Bacillariophyceae meist dominierten. Anhand der phytoplanktischen Pigmente liegen Chlorophyll a (alle Algenklassen), Chlorophyll b und Zeaxanthin in höherer Konzentration vor (Abb. 19). Auffällig bei der Betrachtung der vertikalen Verteilung der Pigmente ist, dass nur Peridinin und Fucoxanthin (auch Diatomeen) erhöhte Konzentrationen im Epilimnion und Teilen des Metalimnions aufweisen. D.h. die Dinoflagellaten, Diatomeen, Bacillariophyceae und Chrysophyceae besiedeln hauptsächlich die oberen 6 Meter der Wassersäule. Dagegen sind die höchsten Konzentrationen aller anderen Phytoplanktonpigmente im Bereich von 8 bis 10 m Tiefe (unterhalb der Temperatursprungschicht) nachweisbar.

Das Phytoplankton im Dagowsee ist hauptsächlich im Epi- und Metalimnion vorzufinden. Dabei sind Peridinin (Dinophyceae) und Fucoxanthin (Bacillariophyceae, Chrysophyceae, Dinophyceae, Diatomeen) wie auch Chlorophyll b (Chlorophyceae) ausschließlich hier nachweisbar. Mit Ausnahme vom  $\beta$ -Caroten und Chlorophyll a (Pigmente aller Algenklassen) liegen die anderen Maxima in einer Wassertiefe von 0,5 m. Hohe phytoplanktische Konzentrationen können aber auch für den Dagowsee innerhalb der Bakterienschicht (7 m) nachgewiesen werden. Auffällig ist das Fehlen bzw. die äußerst geringe Konzentration an Echinenon in den tieferen Wasserschichten. Demnach sind die Cyanobakterien zum Zeitpunkt der Beprobung im Dagowsee nur im Epi- und Metalimnion vorzufinden. OVERMANN et al. (1998) wiesen bei der Beprobung im August 1996 in 6 m Tiefe vom Dagowsee eine dichte Population von *Planktothrix rubescens* (Cyanophyceae) neben einer Schicht phototropher Schwefelbakterien nach.

Die vertikale Untersuchung der phytoplanktischen Pigmente belegt, dass diese Plankter auch in den tieferen Wasserschichten der Seen vermehrt auftreten. Zu einer ähnlichen Erkenntnis kam RÜCKER (2004) im Großen Glubigsee. In Jahren mit relativ klarem Epilimnion war an der Obergrenze vom Hypolimnion ein vermehrtes Auftreten fädiger Cyanobakterien (Echinenon, Zeaxanthin) festzustellen. Cyanobakterien können aufgrund ihrer geringeren Lichtansprüche analog zu den phototrophen Schwefelbakterien auch im Meta- und Hypolimnion auftreten (KONOPKA 1989, LINDHOLM 1992). Zumeist sind sie aber nicht im anaeroben Teil des Hypolimnions zu finden. Cyanobakterien sind in der Lage, in extremen Habitaten zu leben (u.a. Grenzschicht aerob/anaerob). Einige Cyanobakterien können bei Unterdrückung des Photosystems II auch Schwefelwasserstoff für eine anoxygene Photosynthese nutzen. Eine Hypothese für das vermehrte Auftreten der Cyanobakterien in tieferen

Wasserschichten ist eine bestehende Phosphat- oder Ammoniumlimitierung innerhalb des Epi-/Metalimnions. Laut VILA et al. (1998) kontrolliert das N:P-Verhältnis die Konkurrenz von Cyanobakterien und Phytoplankton in vielen Seen. Ihre Gasvakuolen ermöglichen den Cyanobakterien eine schnelle Veränderung ihrer Position innerhalb der Wassersäule (FUCHS & SCHLEGEL 2007). CHAPIN et al. (2004) erwähnt für das Cross Reservoir ein tägliches Überlagern vertikal abwandernder Algen, was tageszeitlich abhängig ist. OVERMANN et al. (1998) bemerkten um die Mittagszeit ein Sauerstoff-Maximum im Metalimnion des Dagowsees in Kombination mit einer dichten Population von dem Cyanobakterium *Planktothrix rubescens*. Durch eine kurzweilige oder dauerhafte Wanderung in tiefere Wasserschichten können sie die Nährstoffressourcen aus dem Tiefenwasser effektiv nutzen. Allerdings wurden nicht nur die Pigmente der Cyanophyceae im Hypolimnion von Seen nachgewiesen. Pigmentuntersuchungen in Tagebauseen durch LIEPELT (1997) belegen ebenfalls Konzentrationen von Chlorophyceae, Bacillariophyceae, Cryptophyceae, Chrysophyceae, Dinophyceae sowie Cyanophyceae im Hypolimnion, wenn auch in geringerer Konzentration als im Epilimnion. HURLEY & GARRISON (1993) beschreiben das Tiefenphytoplankton vier amerikanischer Seen (Wisconsin) bestehend aus Dinoflagellaten, Cryptophyten, Chrysophyten und Cyanobakterien. Für VILA et al. (1998) gehört die Gruppe der eukaryotischen Phytoplankter und Cyanobakterien neben den phototrophen Bakterien sogar streng genommen zur metalimnischen phototrophen Gemeinschaft.

Die Pigmentanalysen belegen die unterschiedliche Verteilung der Phytoplankter und Bakterien innerhalb der Wassersäule, was auf ihre unterschiedlichen Lebensansprüche zurückzuführen ist (CALDWELL & TIEDJE 1975, VILA et al. 1998). Im nachfolgenden Abschnitt soll eine Zuordnung der Seen zu den von VILA et al. (1998) fünf möglichen vertikalen Modellen einer Schichtung der metalimnischen phototrophen Gemeinschaft (siehe Kapitel 2.3) diskutiert werden. Nach diesen Modelltypen würde der Gültzsee zum Zeitpunkt der Beprobung im August dem Modell I bzw. II entsprechen, d.h. alle drei Gruppen [Gruppe 1 (eukaryotische Phytoplankter, Cyanobakterien), Gruppe 2 (Multicellular Filamentous Green Bacteria (MFGB), Chromatiaceae), Gruppe 3 (grün- und braunpigmentierte Chlorobiaceae)] sind übereinander geschichtet, wobei sich dominante Arten in jeder Schicht durchsetzen (Modell I) bzw. eine Mikrostratifikation (Modell II) einsetzt. Die Gruppe 1 zeigt das Maximum in 8 m Wassertiefe direkt unter der Oxykline. Die Chromatiaceae können in dieser Tiefe ebenfalls detektiert werden, wenn auch in geringer Konzentration. Ihr Vorteil liegt in der besseren Sulfidanpassung (Überdauern kurzzeitiger oxidischer Verhältnisse sowie Möglichkeit der intrazellulären Sulfidspeicherung in Granula) und ihrer Beweglichkeit innerhalb der Wassersäule (VILA et al. 1998, ROMERO-VIANA et al. 2010). Die Chlorobiaceae mit dem Vorteil der effektiveren Ausnutzung des Lichtangebotes (VILA & ABELLA 1994, 2001, VILA et al. 1998) werden erst ab 9 m Tiefe vorgefunden. Lichtschwankungen in der Wassersäule zwingen beispielsweise *Chlorochromatium aggregatum* zur täglichen vertikalen Wanderung (CALDWELL & TIEDJE 1975), wobei die unbeweglichen Chlorobien dieses Konsortiums die Beweglichkeit des großen Zentralbakteriums nutzen. CHAPIN et al. (2004) vermuten, das Licht die obere Grenze der

Bakteriengemeinschaft definiert, während das Sulfidniveau die untere Grenze bestimmt. Entscheidend für die Zusammensetzung und Stratifikation der Bakteriengemeinschaft ist somit die Größe der „Überlappungszone“ von Licht und Sulfid im See.

Laut VILA et al. (1998) treten innerhalb einer Stagnationsphase alle fünf Modelle zu unterschiedlichen Zeitpunkten in Erscheinung. Tabelle 14 zeigt die saisonale Entwicklung der metalimnischen phototrophen Gemeinschaft vom Gültzsee 2008 anhand der Pigmente Chlorophyll a, Okenon und Bchl e. Die strukturierte Schichtung der Populationsdichte erlaubt die Zuweisung von Modellen nach VILA et al. (1998) über den Zeitraum der Sommerstagnation. Zu Beginn der Stagnationsperiode im Gültzsee besteht das Modell V (Mischung aller Gruppen in einer Schicht), was typisch für das Einsetzen der Schichtung ist (VILA et al. 1998). Erst im August bildet sich das Modell I-II aus. Im September und Oktober kann aufgrund fehlender Messungen in 9 und 11 m Tiefe keine konkrete Aussage zwischen Modell I-II oder III (Überlappung der Schichten) getroffen werden. Im September besteht vermutlich noch das Modell I-II, da sich in 9 m durchaus das Maximum der Chromatiaceae befinden kann.

**Tab. 14:** Saisonale Tiefenentwicklung (Juni-Oktober in 6 bis 12 m Tiefe) der Cyanobakterien und eukaryotischen Phytoplankter (Chlorophyll a – Chl a), Chromatiaceae (Okenon) und Chlorobiaceae (Bacteriochlorophyll e – Bchl e) im Gültzsee 2008 anhand der Pigmentkonzentration in  $\mu\text{g l}^{-1}$ . Darauf basierende Zuordnung zum Modelltyp nach VILA et al. (1998). Konzentrationsmaxima fettgedruckt. Leere Spalte - keine Messung erfolgt.

		6 m	7 m	8 m	9 m	10 m	11 m	12 m	Modelltyp (VILA et al. 1998)
<b>Juni</b>	Chl a							0	<b>V</b>
	Okenon							<b>0,04</b>	
	Bchl e							<b>5,98</b>	
<b>Juli</b>	Chl a					<b>4,68</b>		3,03	<b>V</b>
	Okenon					<b>0,46</b>		0,09	
	Bchl e					<b>26,82</b>		26,44	
<b>Aug</b>	Chl a	3,72		<b>18,08</b>	12,06	9,13		2,74	<b>I-II</b>
	Okenon	0		0,04	<b>0,62</b>	0,41		0,13	
	Bchl e	0		0	21,20	<b>54,57</b>		17,83	
<b>Sep</b>	Chl a	1,35		<b>5,45</b>		0		2,56	<b>I-II oder III</b>
	Okenon	0		0		<b>0,38</b>		0,15	
	Bchl e	0		0		<b>43,01</b>		20,87	
<b>Okt</b>	Chl a			1,95		<b>26,92</b>		5,23	<b>I-II oder III</b>
	Okenon			0,01		<b>1,074</b>		0,18	
	Bchl e			0		20,94		<b>25,18</b>	

Beim Dudinghausener See indessen ruft die starke Entwicklung der Cyanobakterien im Epilimnion und der damit verbundene „Schatteneffekt“ eine Lichtlimitation für die phototrophen Bakterien hervor, was den Modelltyp III induziert. Hohe Phytoplanktonbiomassen im Epilimnion können dies bewirken und haben somit Auswirkungen auf die Verteilung beider Familien der phototrophen Bakterien in den tieferen Wasserschichten (STEENBERGEN & KORTHALS 1982). ROMERO-VIANA et al. (2010) berichten von der Abhängigkeit dieser Mikroben von der Lichtqualität (Lichtspektrum) und -quantität (Lichtintensität). Beide

Familien (Chromatiaceae, braun-pigmentierte Chlorobiaceae) konkurrieren um den gelben und grünen Wellenlängenbereich (VILA & ABELLA 2001), welcher infolge des „Schatten-effekts“ epilimnischer Gemeinschaften minimiert wurde. Dies bewirkt, dass beide Familien die höchste Bakteriendichte im oberen Bereich vom Hypolimnion entwickeln. Eine dreischichtige Zonierung (Modell I bzw. II), wie beim Gültzsee vorgefunden wurde, bleibt im Dudinghausener See aus. Als Ursache sind Lichtlimitationen zu vermuten, weshalb die Chromatiaceae und Chlorobiaceae stärker um das Licht konkurrieren müssen als im Gültzsee. Das vermehrte Auftreten der Cyanobakterien im Epilimnion des Dudinghausener Sees könnte im N:P-Verhältnis begründet liegen. Im Hinblick auf die beiden essentiellen Nährstoffe Stickstoff und Phosphor besitzen sie Konkurrenzvorteile. Bei Stickstofflimitation können einzelne Vertreter der Cyanobakterien molekularen Stickstoff fixieren (PAERL 1990). Bei geringen Phosphorkonzentrationen ist ein stetiges Wachstum durch die P-Speicherung in ihren Zellen gewährleistet (PETTERSSON et al. 1993). Außerdem können sie mittels ihrer Gasvakuolen dem Nährstoffmangel durch Absinken bzw. Auftreiben entgegenwirken (FUCHS & SCHLEGEL 2007). Tabelle 15 zeigt die Stickstoff- und Phosphorkonzentrationen im Gültzsee und Dudinghausener See. Im Gültzsee lag das Maxima der Cyanobakterien in 8 m Wassertiefe, im Dudinghausener See hingegen in 2 bis 4 m Tiefe. Der Anorg N-Anteil liegt im Epilimnion des Dudinghausener Sees annähernd so hoch wie in 8 m Tiefe vom Gültzsee. Deutlich messbar ist im Dudinghausener See die starke Phosphatabnahme im Epi- und Metalimnion, welche auf dem phytoplanktischen Wachstum beruht. Hier nutzen die Cyanobakterien zum einen ihre Fähigkeit der Speicherung oder aber die vertikale Wanderung in tiefere Schichten zu anderen Tageszeiten (OVERMANN et al. 1998, CHAPIN et al. 2004).

Dem Dagowsee einem Modelltyp nach VILA et al. (1998) zuzuordnen ist deutlich schwieriger. In 7 m Tiefe überlappen sich zwar Chlorophyll a, Okenon und Bchl e, aber Bchl d bildet eine eigene Schicht in 8 m Wassertiefe. Diese Art der Verteilung ist aus keinem Modelltyp ersichtlich. Eine Erweiterung des vorliegenden Modellansatzes wäre deshalb anzudenken. Modell V (Vermischung aller Gruppen in einer Schicht) würde den Zustand zwar am ehesten nahekommen, jedoch zeichnet sich ein Widerspruch zum bisherigen Kenntnisstand ab. Laut VILA et al. (1998) befinden sich die grün-gefärbten Chlorobiaceae (Bchl d) über den braun-gefärbten Chlorobiaceae (Bchl e). Wenn überhaupt, dann erfolgt die Einordnung der grün-gefärbten Vertreter in die Schicht der Chromatiaceae und MFGB. Neben VILA et al. (1998) ordnen auch andere Wissenschaftler den braun-gefärbten Chlorobiaceae einen größeren Schwefelwasserstoff- und geringeren Lichtbedarf zu, weshalb die grün-gefärbten Chlorobiaceae in der Wassersäule weiter oberhalb auftreten (MONTESINOS et al. 1983, OVERMANN et al. 1998). Im Dagowsee kommt es jedoch zur Überlappung der braun-pigmentierten Chlorobiaceae mit der oberen Schicht, d.h. sie befinden sich über den grün-pigmentierten Chlorobiaceae. Die Ursache kann im Lichtangebot begründet sein. Lichtmessungen (Kapitel 5.2 - nachfolgend) ergaben zum einen niedrige Lichtintensitäten in den unteren Horizonten (7 und 8 m Tiefe). Zum anderen beschreiben VILA & ABELLA (2001), dass eukaryotische Phytoplankter, MFGB und grün-pigmentierte Chlorobiaceae das Rot- und Infrarot-Licht (NIR) bevorzugen. Hingegen können die braun-gefärbten Vertreter, Phyco-



erythrin-enthaltenden Cyanobakterien und Chromatiaceae den grünen und gelben Wellenlängenbereich besser nutzen. Zusätzlich stellten sie fest, dass sich die Sulfidoxidationsrate unter Rot- und NIR-Licht für die grün-gefärbten Chlorobiaceae erhöht und die braun-gefärbten Vertreter sensibler gegenüber „Schatteneffekte“ sind. Da sich die Cyanobakterien (Echinenon, Zeaxanthin) direkt an der Wasseroberfläche befinden, nutzen sie nicht nur einen großen Teil des grünen und gelben Spektralbereichs, sondern induzieren auch hier einen „Schatteneffekt“ wie bereits für den Dudinghausener See diskutiert. Die braun-pigmentierten Chlorobiaceae sind demnach gezwungen Wasserschichten mit höherer Lichtintensität und besserem Lichtspektrum zu besiedeln. Konsortien besitzen eine vertikale Mobilität, welche scheinbar über Chemo- und Phototaxis gesteuert wird (OVERMANN et al. 1998). Ein weiterer Grund für dieses untypische Verteilungsmuster der Bakterien könnte der Trübstoffgehalt im Dagowsee sein (Kapitel 5.2), wodurch nach VILA et al. (1999) verstärkt kurzwelliges Licht absorbiert und das Wachstum grün-gefärbter Chlorobiaceae gesteigert wird, was auch die vierfach höhere Bchl *a*-Pigmentkonzentration dieser Gruppe erklärt. Windeinwirkungen können bei flacheren Seen ebenfalls die Lichtqualität beeinflussen (RIMMER et al. 2008).

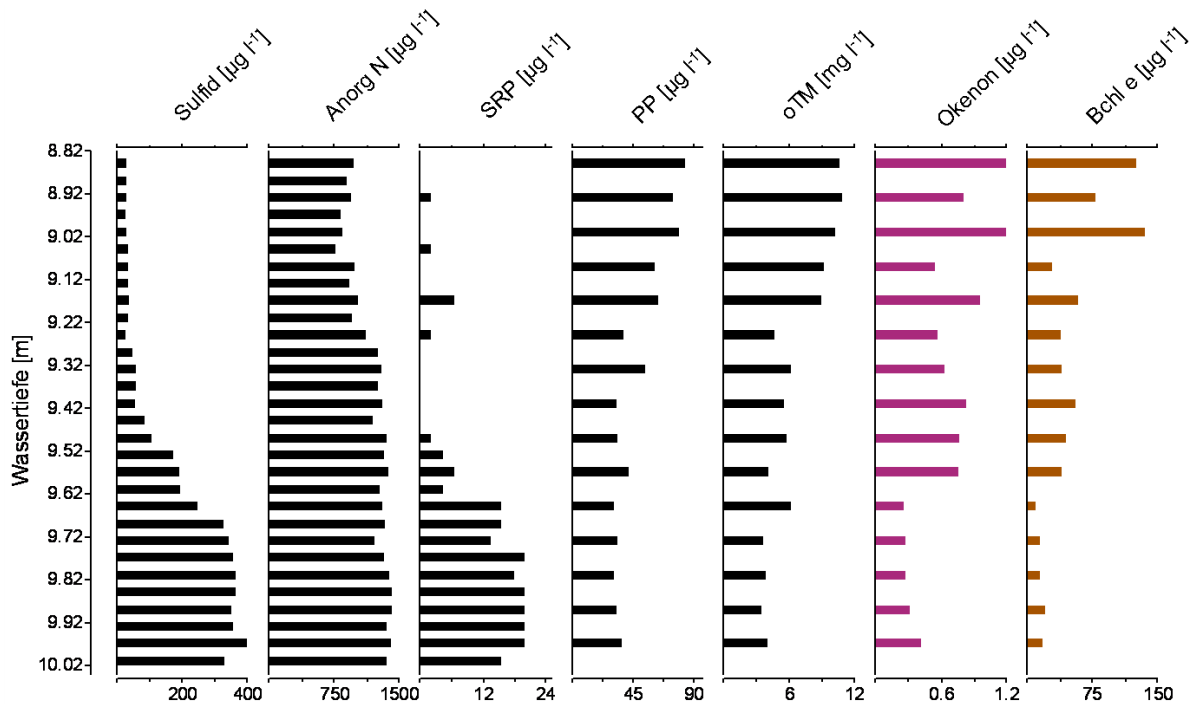
**Tab. 15:** Vergleich der Konzentrationen vom anorganischen gelösten Stickstoff (Anorg N in  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) und gelösten reaktiven Phosphor (SRP in  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) im Dudinghausener See 2007 sowie im Gültzsee 2008.

Tiefe [m]	Dudinghausener See 29.08.2007		Gültzsee 19.08.2008	
	Anorg N [ $\mu\text{g l}^{-1}$ ]	SRP [ $\mu\text{g l}^{-1}$ ]	Anorg N [ $\mu\text{g l}^{-1}$ ]	SRP [ $\mu\text{g l}^{-1}$ ]
0,5	82,10	2,23	8,20	0,00
1	47,08	0,00	7,57	28,15
2	<b>80,55</b>	0,00	6,06	24,78
3	<b>50,97</b>	0,00	6,06	18,97
4	<b>96,89</b>	0,00	6,06	23,71
5	66,54	0,00	9,09	25,54
6	197,28	0,00	8,33	22,94
7	226,85	0,00	37,86	24,55
8	397,28	0,37	<b>90,11</b>	30,75
9	104,67	0,00	296,57	19,58
10	55,64	1,49	396,01	1,07
11	1226,09	20,06	992,68	6,58
12	1372,39	147,82	1301,61	40,69
13	1500,80	180,50	1433,36	86,73
14	1524,15	242,15		

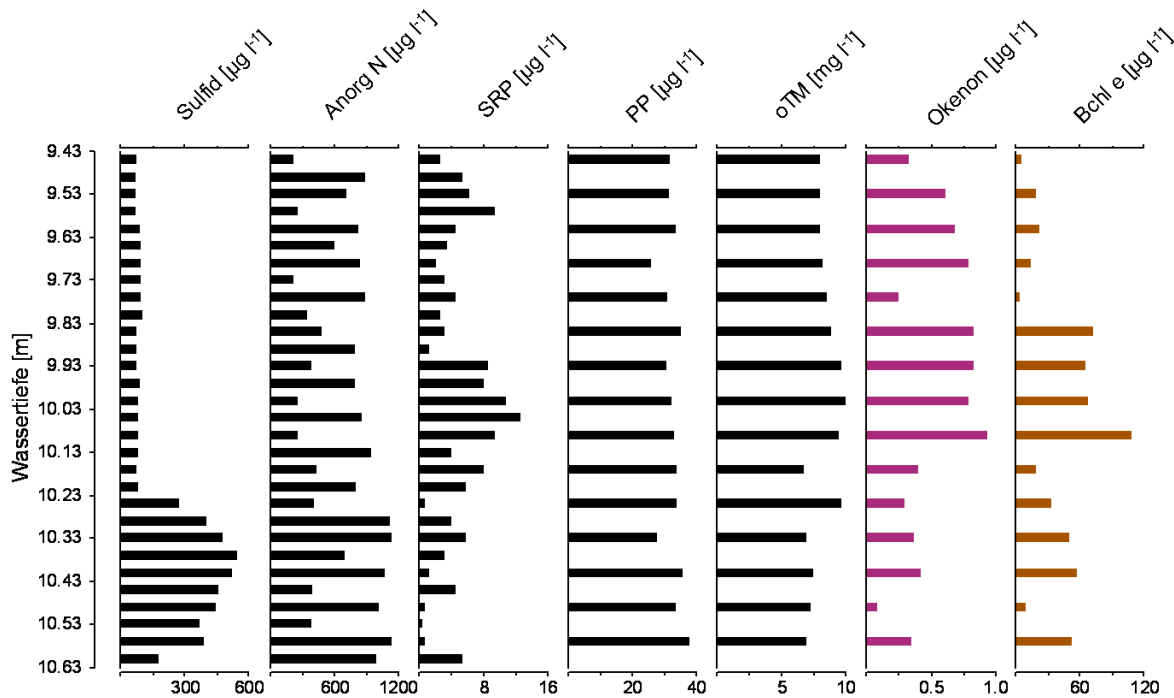
### 5.1.3 Charakterisierung der Mikrobenschicht und des Nährstoffgradienten innerhalb der Mikrobengemeinschaft

Die vertikale Untersuchung der Wassersäule im Abschnitt 5.1.2 konnte die Ausprägung einer phototrophen Bakteriengemeinschaft im Hypolimnion aller drei Seen nachweisen. Um detaillierte Erkenntnisse über die Bakterienschicht jedes Sees zu erhalten, wurden zusätzlich feinskalige Profile von der oberen ca. 1 m-breiten Zone der Mikrobenschicht betrachtet (siehe Kapitel 4.3). Eine ähnliche detaillierte Untersuchung erfolgte bisher nur im Dagowsee

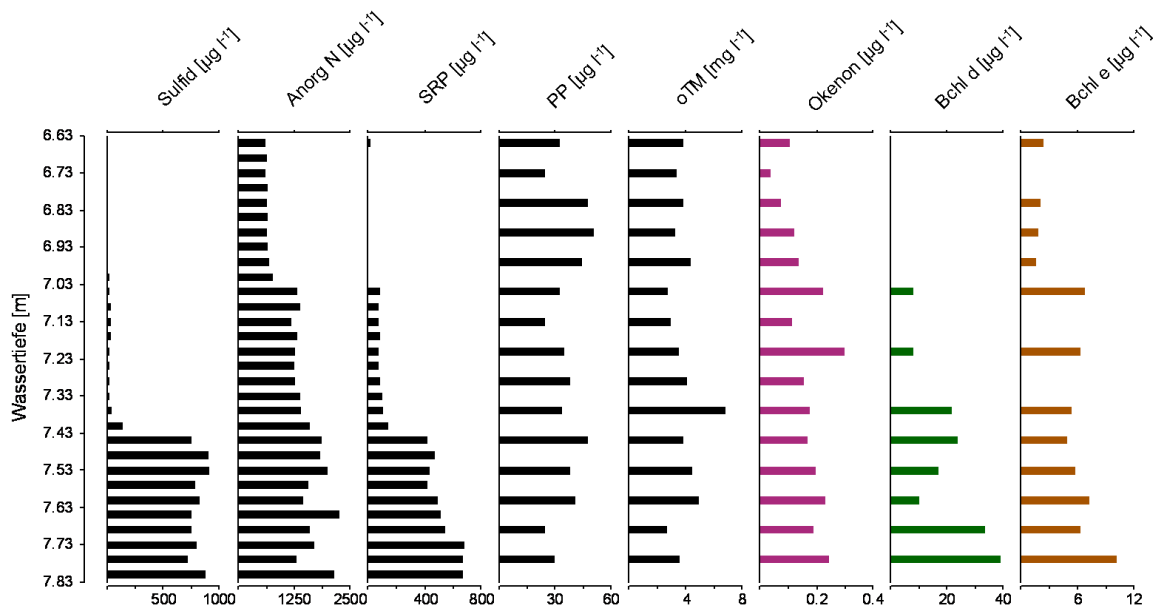
(OVERMANN et al. 1998, GLAESER & OVERMANN 2003) sowie am meromiktischen See Cadagno (Schweiz) durch DECRISTOPHORIS et al. (2009).



**Abb. 21:** Untersuchungen des vertikalen Gradienten in einer Auflösung von 5 cm (Sulfid, Anorg N – anorganischer gelöster Stickstoff, SRP – gelöster reaktiver Phosphor) bzw. 10 cm (PP – partikuläres Phosphat, oTM – organische Trockenmasse, Okenon, Bchl e – Bacteriochlorophyll e) im Tiefenbereich von 8,82 bis 10,02 m am 14.08.2007 im Dudinghausener See.



**Abb. 22:** Untersuchungen des vertikalen Gradienten in einer Auflösung von 5 cm (Sulfid, Anorg N – anorganischer Stickstoff, SRP – gelöster reaktiver Phosphor) bzw. 10 cm (PP – partikuläres Phosphat, oTM – organische Trockenmasse, Okenon, Bchl e – Bacteriochlorophyll e) im Tiefenbereich von 9,43 bis 10,63 m am 09.09.2008 im Gültzsee.



**Abb. 23:** Untersuchungen des vertikalen Gradienten in einer Auflösung von 5 cm (Sulfid, Anorg N – anorganischer Stickstoff, SRP – gelöster reaktiver Phosphor) bzw. 10 cm (PP – partikuläres Phosphat, oTM – organische Trockenmasse, Okenon, Bchl d – Bacteriochlorophyll d, Bchl e – Bacteriochlorophyll e) im Tiefenbereich von 6,63 bis 7,83 m am 13.09.2007 im Dagowsee.

Die Abbildungen 21 bis 23 zeigen die untersuchten Bereiche der Wassersäule vom Dudinghausener See (Abb. 21 - 8,82 bis 10,02 m), Gültzsee (Abb. 22 - 9,43 bis 10,63 m) und Dagowsee (Abb. 23 - 6,63 bis 7,83 m).

Anhand der Nährstoffgradienten wird die starke Variabilität bzw. der Gradient innerhalb dieser Mikrobenschicht deutlich. Die Konzentrationen an Sulfid, Anorg N und SRP nehmen mit der Tiefe offensichtlich zu. Der Sulfidgradient vom Gültzsee stellt eine Ausnahme dar. Hier sinkt die Sulfidkonzentration von 10,38 m bis 10,63 m Tiefe. Da ab 10,58 m Tiefe ein Anstieg in den Bakterienpigmenten erkennbar ist, könnte die Abnahme in einer weiteren Anreicherung von Bakterien unterhalb dieser Tiefe begründet sein. Die geringe Sulfidkonzentration im oberen Bereich der untersuchten Wasserschicht aller drei Seen beruht auf der hohen Bakterienbiomasse, wie die Konzentrationen an Okenon und Bacteriochlorophyll verdeutlichen. Ein Zusammenhang zwischen geringen Sulfidkonzentrationen und dem Auftreten phototrophen Bakterien wurde für den Dagowsee bereits nachgewiesen (OVERMANN et al. 1998, GLAESER & OVERMANN 2003). DECRISTOPHORIS et al. (2009) beschreibt die völlige Sulfidzehrung über den Tag in Tiefen der höchsten Bakteriendichte als Folge intensiver Photooxydation. Für den Anorg N ist ein vertikales Verteilungsmuster bei allen Seen nicht so deutlich ausgeprägt. Der Gradient vom Gültzsee weist durchgängig starke Schwankungen in Zu- und Abnahme auf. Eine Interpretation ist in diesem Fall nicht möglich. Im Vergleich der Konzentrationen ist der Anorg N im Dudinghausener See höher als im Gültzsee, wobei der Dagowsee mit  $2250 \mu\text{g l}^{-1}$  in der Tiefe die höchste Konzentration erreicht. Auch im SRP weist der Dagowsee höhere Konzentrationen (allerdings auch in einer Spanne von 7 bis  $680 \mu\text{g l}^{-1}$ ) auf, wobei im oberen Bereich der Bakterienschicht, wie bei den anderen beiden Seen, die Zehrung und somit Abnahme offensichtlich wird. Als Ursache für

diese deutlich höheren Konzentrationen der gelösten Nährstoffe wird die geringere Tiefe des Dagowsees und dadurch unmittelbare Lokalisation der Bakteriensicht über dem Sedimentgrund angesehen. Im SRP-Gradient vom Dudinghausener See zeigt sich eine Zehrung bis 9,49 m Tiefe und darunter ein sprunghafter Anstieg auf  $20 \mu\text{g l}^{-1}$ . Das Profil vom SRP im Gültzsee weist ein anderes Verteilungsmuster auf. Im oberen sulfidarmen Bereich wird das Profil von zwei starken SRP-Peaks geprägt, welche sich annähernd mit den erhöhten Pigmentkonzentrationen der Bakterien überlagern. Trotz der Sulfidzunahme und niedrigen Pigmentkonzentrationen in den darunterliegenden Horizonten ist kein weiterer Anstieg des SRP nachweisbar. Die Konzentrationen bewegen sich in einer Spanne von 0,5 bis  $13 \mu\text{g l}^{-1}$  SRP. Zehrungserscheinungen, wie vorab in der gesamten Wassersäule vom Gültzsee ( $1$  bis  $20 \mu\text{g l}^{-1}$  SRP von 9-11 m Tiefe) aufgezeigt, können durch das feinskalige Profil bestätigt werden.

Im Profil vom PP und der oTM des Dudinghausener Sees ist eine Abnahme mit zunehmender Tiefe festzustellen. Die Gradienten sind eindeutig durch die starke Bakteriendichte geprägt. Beim Gültzsee ist im PP-Profil kein sichtbarer Trend ersichtlich, sondern nahezu gleichbleibende Konzentrationen. In der oTM ist zu erkennen, dass der organische Anteil ab 10,33 m abnimmt. Die Werte vom PP sind um die Hälfte niedriger als im Dudinghausener See, während der Anteil der oTM vergleichbar ist. Das dreistufige Muster der gelösten Nährstoffe im Dagowsee ist im Kurvenverlauf vom PP und der oTM nicht vorhanden. Ferner werden zwei Peaks, hauptsächlich im PP, deutlich. Die feinskaligen Nährstoffprofile innerhalb der Mikrobenschicht verdeutlichen die starke Nährstoffaufnahme durch die Bakterien und bestätigen die Hypothese, dass die Bakterien die Funktion einer „Nährstoffbarriere“ im Hypolimnion erfüllen.

Die Pigmente im Dudinghausener See zeigen erhöhte Konzentrationen von 8,82 bis 9,57 m Tiefe, was die starke Nährstoffzehrung im Sulfid und SRP sowie Teilen vom Anorg N erklärt. Die Konzentrationen umfassen maximal  $1,24 \mu\text{g l}^{-1}$  Okenon und  $135 \mu\text{g l}^{-1}$  Bchl e. Sie liegen deutlich höher als zuvor in der gesamten Wassersäule am 29.08.2007 gemessen. Okenon und Bchl e haben einen annähernd gleichen Gradientenverlauf. Die starke Überlappung beider Schichten [Modell III nach VILA et al. (1998)] wird in der feinskaligen Auflösung noch offensichtlicher. Eine vergleichbare homogene Verteilung der Mikroben innerhalb der Wassersäule des Sees trat auch am 29.08.2007 auf. Demzufolge nutzen sowohl die Chromatiaceae als auch die Chlorobiaceae gleichzeitig die oberste mögliche Wassertiefe mit gerade ausreichend Licht und Nährstoffen, wie die Sulfid- und Phosphatkonzentrationen verdeutlichen. Die gelösten Nährstoffe sind bei hoher Bakteriendichte nur noch minimal nachweisbar bzw. gänzlich aufgezehrt. Um dem Nährstoffmangel zu entgehen, nutzen sie wahrscheinlich die Fähigkeit der vertikalen Wanderung in tiefere Wasserschichten.

Für den Gültzsee verdeutlicht die Analyse der Bakterienpigmente eine Zonierung der phototrophen Gemeinschaft zwischen den Chromatiaceae und den braun-pigmentierten Chlorobiaceae. Als Ursache können die Sulfidkonzentration oder der verfügbare Lichtanteil sowie die Fähigkeit zur Vertikalwanderung der Chromatiaceae diskutiert werden

(MONTESINOS et al. 1983; VILA et al. 1998, VILA & ABELLA 2001). Alle essentiellen Nährstoffe stehen den Mikroben unterhalb der Bakterienschicht ausreichend zur Verfügung. Die Lichtqualität und -quantität innerhalb der Mikrobenschicht wird im Kapitel 5.2 ausführlich diskutiert. Die feinskalige Betrachtung der Bakterienschicht verdeutlicht, dass der Gültzsee während des Augusts dem Modelltyp I bzw. II (VILA et al. 1998) am ehesten entspricht. Okenon weist bereits erhöhte Konzentrationen im oberen Bereich von 9,4 bis 10,1 m Tiefe auf, während das Bchl e erst ab 9,75 m verstärkt nachgewiesen werden kann und seine höchste Konzentration in 10,1 m Tiefe zeigt. Beide Familien kommen demnach innerhalb einer Schicht gemeinsam vor, weisen aber ein verlagertes Maximum auf. Diese Verteilung ist typisch für geschichtete Seen und wird in der Literatur zumeist auf die unterschiedlichen Lichtansprüche beider Familien zurückgeführt (PARKIN & BROCK 1980 b; MONTESINOS et al. 1983; VILA & ABELLA 2001). Unter grünem Licht erhöht sich die Sulfidoxidationsrate der braunen Chlorobiaceae, was neben der besseren Ausnutzung der Lichtqualität (VILA & ABELLA 1994, 2001, VILA et al. 1998, ROMERO-VIANA et al. 2010) einen weiteren Grund für die tiefere Ansiedlung gegenüber den Chromatiaceae darstellt. Die feinskalige Auflösung zeigt die Variabilität in der Bakteriendominanz. Der Okenonanteil schwankt von 0,1 bis 0,9  $\mu\text{g l}^{-1}$  und Bchl e variiert ebenfalls zwischen 3 und 108  $\mu\text{g l}^{-1}$ . Im Vergleich mit den gemessenen Daten der Wassersäule vom 19.08.2008 wurden deutlich höhere Konzentrationen gemessen (Okenonmaximum bei 0,62  $\mu\text{g l}^{-1}$  und das von Bchl e bei 54,6  $\mu\text{g l}^{-1}$ ).

Die feinskalige Auflösung der Pigmente vom Dagowsee zeigt eine ähnliche Zonierung wie im Gesamtprofil. Okenon und Bchl e überlappen sich, während Bchl d erst ab 7,05 m Tiefe in Erscheinung tritt und ab 7,37 m stabil vorliegt. Das Profil der Chromatiaceae und der braun-gefärbten Chlorobiaceae ist identischer. Der maximale Okenonanteil liegt bei 0,3  $\mu\text{g l}^{-1}$ , der vom Bchl e bei rund 10  $\mu\text{g l}^{-1}$  und das Bchl d der grün-gefärbten Chlorobiaceae zeigt die höchste Konzentration mit 39,1  $\mu\text{g l}^{-1}$ . Die höchsten Konzentrationen vom Okenon befinden sich zwischen 7 und 7,25 m. Zwar überlappen sich Okenon und Bchl e, jedoch sind höhere Konzentrationen der braun-pigmentierten Chlorobiaceae erst unterhalb von 7,73 m nachweisbar. Dort befindet sich auch das Maximum der grün-pigmentierten Chlorobiaceae, welches vermutlich mit zunehmender Tiefe noch weiter ansteigt. Die Messungen in der gesamten Wassersäule zeigten die Maxima von Okenon und Bchl e in 7 m Tiefe, aber das Maximum von Bchl d in 8 m. Nach dieser Untersuchung in der 1 m-Auflösung bildeten die Cyanobakterien, die eukaryotischen Phytoplankter, die Chromatiaceae und die braun-gefärbten Chlorobiaceae eine gemeinsame Schicht. Die Feinskaligen Untersuchungen hingegen belegen eine Mikrostratifikation zwischen den Gruppen. Die höchste Chlorophyll a-Konzentration lag bei 6,63 m mit 9,3  $\mu\text{g l}^{-1}$ , darunter folgt das Okenon, dann das Bchl e und zuletzt das Bchl d. Aufgrund der Mikrostratifikation könnte der Dagowsee jetzt dem Modelltyp II nach VILA et al. (1998) zugeordnet werden, wo alle Gruppen einzelne Schichten bilden. Jedoch verdeutlichen die Daten der feinskaligen Auflösung auch, dass sich die braun-gefärbten Chlorobiaceae aufgrund der Lichtbedingungen über den grün-pigmentierten Vertretern befinden, wie bereits im Gesamtprofil beobachtet. Diese Stratifikation wurde

bisher noch nie beschrieben und daher auch nicht in den Modelltypen nach VILA et al. (1998) berücksichtigt. In früheren 5 cm-Intervallmessungen der Pigmentkonzentrationen im Dagowsee am 19.07.1999 (GLAESER & OVERMANN 2003) konnte diese Stratifikation nicht nachgewiesen werden. Die Ergebnisse vom Zeitpunkt dieser Beprobung deuten eher auf den Modelltyp III hin.

Die feinauflösenden Untersuchungen verdeutlichen nochmal die Variabilität und Zonierung innerhalb der Bakteriensicht. So ist für den Dagowsee zu erkennen, dass die Beprobung in einer 1 m-Auflösung der Wassersäule die maximale Bakterienbiomasse nicht erfasst hat. Sowohl das Gesamtprofil als auch die Mikrobenschicht wurden am 13.09.2007 untersucht (Tab. 16). Die maximalen Konzentrationen im Gesamtprofil liegen besonders bei den Bacteriochlorophyllen deutlich unter denen der feinskaligen Auflösung. Diese Erkenntnis liefern auch die Ergebnisse aus früheren Untersuchungen des Dagowsees (OVERMANN et al. 1998, GLAESER & OVERMANN 2003). Deutliche Differenzen zwischen den Pigmentkonzentrationen innerhalb einer Zentimetrauflösung der Wassersäule (1-5 cm-Intervallmessung) werden offensichtlich.

**Tab. 16:** Vergleich aller Pigmentanteile ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) vom Gesamtprofil und der feinskaligen Auflösung im Dagowsee 13.09.2007; Bchl - Bacteriochlorophyll.

	Tiefe (m)	Okenon	Bchl d	Bchl e
<b>Gesamtprofil</b>	7	0,27	5,72	3,77
	8	0,10	15,88	0,00
<b>Feinskalige Auflösung</b>	7,05	0,22	8,12	6,87
	7,21	0,30	8,10	6,32
	7,37	0,18	21,81	5,46
	7,61	0,23	10,39	7,37
	7,77	0,24	39,12	10,25

Beim Vergleich der maximalen Pigmentkonzentrationen vom Gesamtprofil und der feinskaligen Auflösung aller drei Seen lässt sich sogar die mögliche fehlerhafte Interpretation durch das Gesamtprofil vermuten (Tab. 17). Im Gesamtprofil erwies sich der Gültzsee als See mit den höchsten Pigmentkonzentrationen, während bei den feinskaligen Untersuchungen der Dudinghausener See die maximalen Konzentrationen aufwies.

**Tab. 17:** Vergleich aller maximalen Pigmentkonzentrationen ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) vom Gesamtprofil und der feinskaligen Auflösung im Gültzsee, Dudinghausener See und Dagowsee; Bchl - Bacteriochlorophyll.

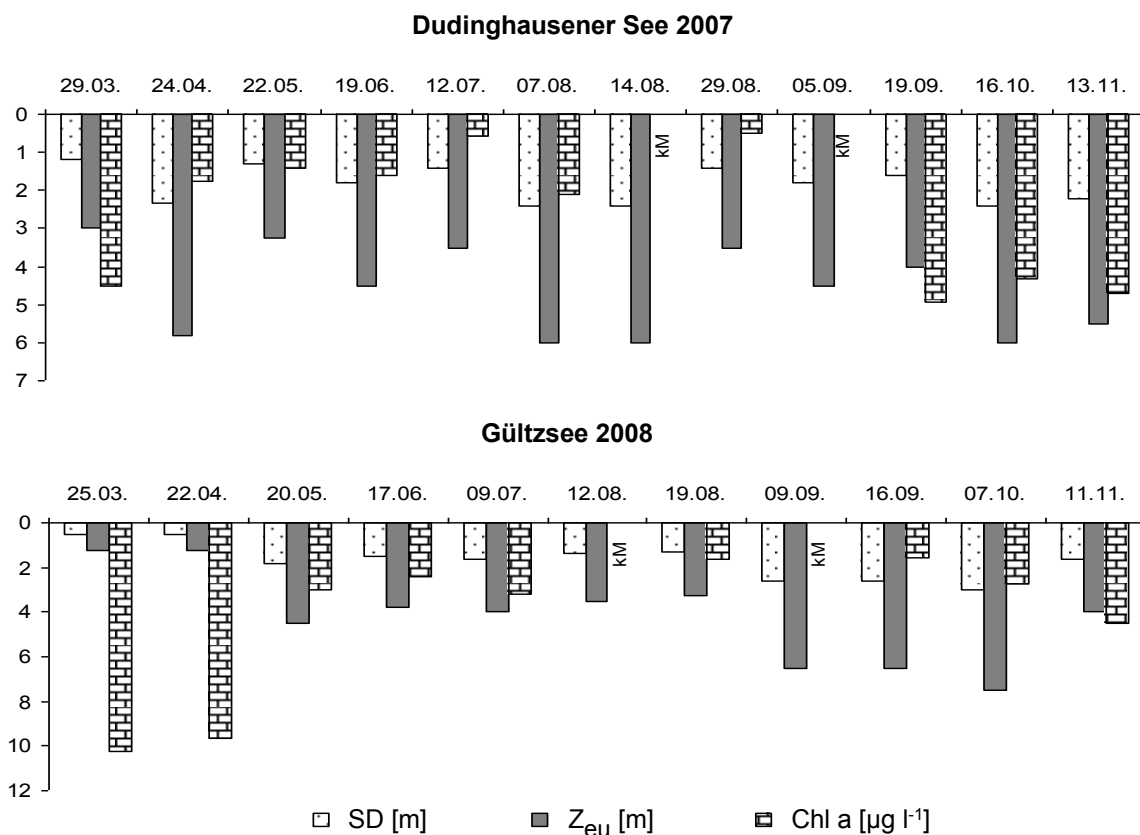
	Profil	Datum	Okenon	Bchl d	Bchl e
<b>Dudinghausener See</b>	Gesamt	29.08.2007	0,1	-	19,6
	Fein	14.08.2007	1,2	-	135,2
<b>Gültzsee</b>	Gesamt	19.08.2008	0,6	-	54,6
	Fein	09.09.2008	0,9	-	108,1
<b>Dagowsee</b>	Gesamt	13.09.2007	0,3	15,9	3,8
	Fein	13.09.2007	0,3	39,1	10,3

Die feinskaligen Untersuchungen erbrachten in allen Seen höhere Pigmentkonzentrationen und beweisen somit höhere Bakterienbiomassen als zuvor angenommen. Diese Erkenntnis impliziert zukünftige Untersuchungen hinsichtlich der Bakterienabundanz durch feinskalige Auflösungen zu ergänzen.

## 5.2 Untersuchungen zum Unterwasserklima und Primärproduktionsleistung phototropher Bakterien

Im vorherigen Kapitel wurde das rezente Auftreten phototropher Bakterien im Hypolimnion der drei Seen beschrieben. Diese Bakteriengemeinschaften treten in unterschiedlicher Tiefe, Abundanz (Biomasse) und Zusammensetzung in den Seen auf. Da das Licht ein wichtiger Faktor für die räumliche und zeitliche Entwicklung phototropher Organismen darstellt (MONTESINOS et al. 1983, VILA & ABELLA 2001), werden im folgenden Kapitel die Lichtverhältnisse in den Seen betrachtet.

Die Sichttiefenmessung mittels Secchi-Scheibe stellt eine einfache Methode zur Bestimmung der Lichteindringtiefe in Gewässern dar (ARMENGOL et al. 2003). Nach NIXDORF et al. (2008) kann aus der Secchitiefe (SD) die euphotische Zone [ $z_{eu}$  = durchlichtete Gewässerschicht, 1 %-Tiefe des Lichtes (SOMMER 2005)] mit der Formel  $z_{eu} = 2,5 * SD$  berechnet werden (Abb. 24).



**Abb. 24:** Sichttiefe (SD in m), euphotische Zone ( $Z_{eu}$  in m) und Chlorophyll a-Konzentration (Chl a in  $\mu\text{g l}^{-1}$  in 0,5 m Tiefe, kM – keine Messung) im Jahresverlauf des Dudinghausener Sees (2007) und des Gültzsees (2008).

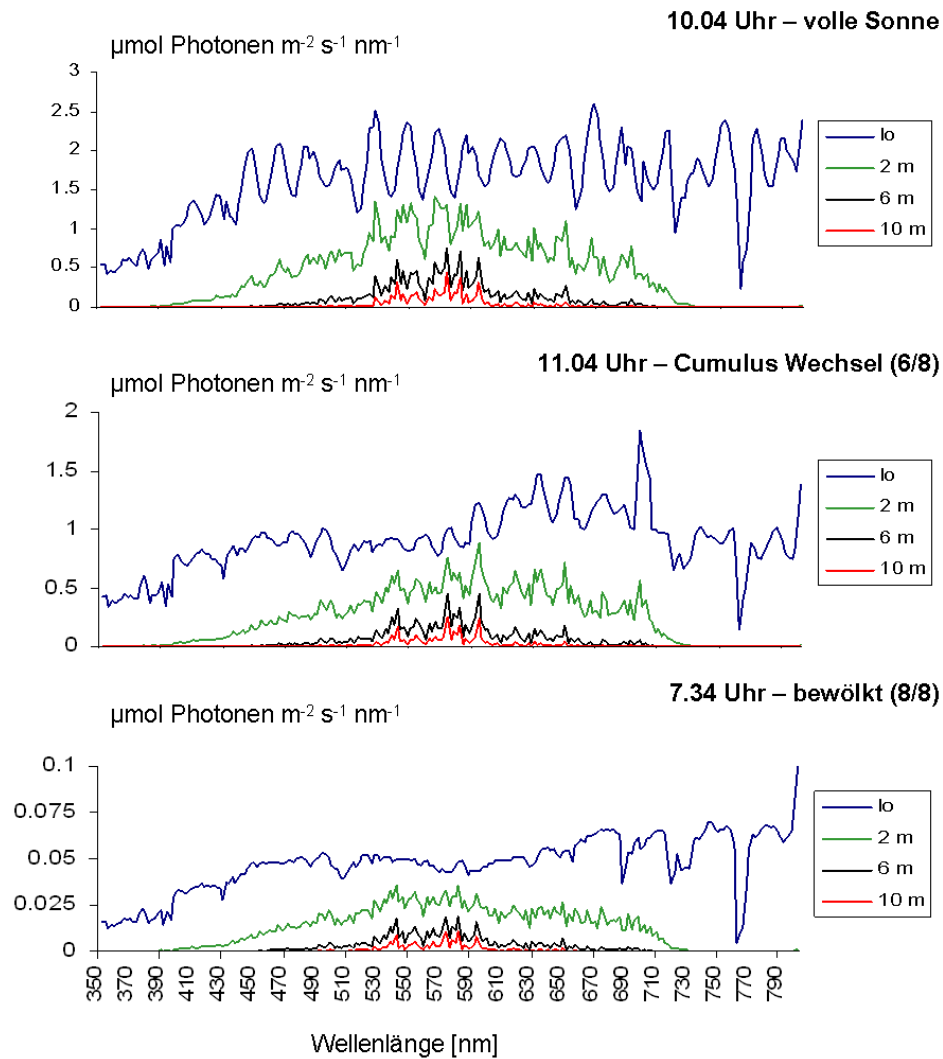
Die Sichttiefen des Dudinghausener Sees (Abb. 24) lagen während dem Beprobungszeitraum stetig über 1 m. Die höchste Sichttiefe von 2,3 bis 2,4 m wurde 2007 im April, August und Oktober gemessen ( $z_{eu} \approx 6$  m). Diese Messungen bestätigen Untersuchungen dieses Sees aus den Jahren 1995 bis 2011 (März-November - HÜBENER et al. 2002). Hier wurden mittlere Sichttiefen von 1,6 bis 2,4 m bestimmt.

Im Gültzsee bildete im Frühjahr eine Planktonentwicklung von Cyanobakterien die hohe Biomasse mit Chl a-Konzentrationen um  $10 \mu\text{g l}^{-1}$  (SELIG et al. 2009). Zu diesem Zeitpunkt wurde eine geringe Sichttiefe von 0,5 m gemessen ( $z_{eu} \approx 1,25$  m). Im September und Oktober lagen hingegen die höchsten Sichttiefen von 2,6 bis 3 m vor ( $z_{eu} \approx 6,5$  bis 7,5 m).

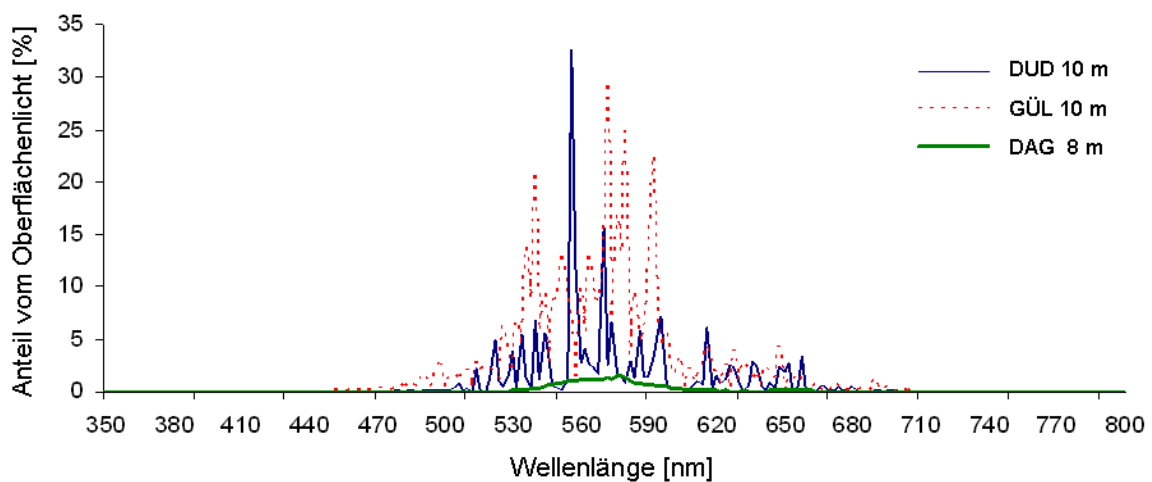
Chl a wird in zahlreichen Literaturquellen als bestimmender Faktor für die Attenuation des Wassers angesehen (EDMONDSON 1980, CARLSON 1997). Die Oberflächenkonzentration von Chl a (Mittelwert 0-0,5 m) im Dudinghausener See lag über das Jahr zwischen 2 und  $5 \mu\text{g l}^{-1}$ . Im Vergleich zu den Jahren 1998 bis 1999 mit Höchstwerten von rund  $15 \mu\text{g l}^{-1}$  (HÜBENER et al. 2002) lässt dies auf geringe Phytoplanktondichten und eine geringere Attenuation des Wassers 2007 schließen. Im oberen Bereich der Wassersäule (0-0,5 m) waren die Chl a-Konzentrationen zwar gering, jedoch wurden in 8 bis 9 m Tiefe Chl a-Konzentrationen von 8 bis  $11 \mu\text{g l}^{-1}$  gemessen. Im Gültzsee betrug die Chl a-Konzentration in der Tiefe (8-10 m) sogar 18 bis  $27 \mu\text{g l}^{-1}$ , wobei an der Oberfläche (0-0,5 m) auch geringe Konzentrationen von 1,5 bis  $4,5 \mu\text{g l}^{-1}$  vorherrschten. In Abhängigkeit von der Trübstoffdichte (Algen, Zooplankton und Gelbstoffe) erfolgt mit zunehmender Tiefe eine annähernd exponentielle Abnahme der Lichtintensität (SOMMER 2005).

Neben der monatlichen Ermittlung der Sichttiefe (Lichtquantität) erfolgten Messungen der spektralen Zusammensetzung (Lichtqualität) des Unterwasserlichtes. Der Vergleich dreier tageszeitlich und wettertechnisch variierender Messungen zeigt für die spektrale Zusammensetzung des Oberflächenlichts (Lichtqualität) nur geringe Unterschiede (Abb. 25). Im Hinblick auf die Tages- und Wettersituation sind aber deutliche Modifikationen in der Lichtquantität erkennbar. Diese nimmt mit zunehmender Bewölkung ab. Die Lichtqualität als auch -quantität unterliegt mit zunehmender Gewässertiefe starken Veränderungen. So ist im Gültzsee in 1 m Wassertiefe noch das gesamte Wellenlängenspektrum des photosynthetisch aktiven Lichtes (PAR mit einem Wellenlängenbereich von 400-700 nm) messbar, während sich das Spektrum in 10 m Wassertiefe, der Zone des Vorkommens der phototrophen Bakteriengemeinschaft, auf den Wellenlängenbereich von 490 bis 660 nm einschränkt. Für den Dudinghausener See steht den Bakterien in 10 m Wassertiefe nur der Wellenlängenbereich zwischen 510 bis 670 nm zur Verfügung (Abb. 26). Im Fall vom Dagowsee (8 m Tiefe) zeigt die Abbildung 26 eine noch größere Eingrenzung des Bereichs auf 526 bis 670 nm, was u.a. auf die höhere Attenuation, bedingt durch die höhere Planktonentwicklung im Epilimnion dieses Sees, zurückzuführen ist (siehe Kapitel 5.1.2). Der Anteil vom Oberflächenlicht umfasst dabei rund 30 % in 10 m Tiefe vom Gültzsee, ca. 35 % in 10 m vom Dudinghausener See und nur weniger als 2 % in 8 m Tiefe vom Dagowsee.





**Abb. 25:** Unterwasserlichtspektren ( $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{nm}^{-1}$ ) verschiedener Tiefenhorizonte ( $I_0$  - Oberfläche, 2 m, 6 m und 10 m) des Gültzsees zu drei verschiedenen Tagessituationen – Messung 13.08.2008 [10.04 Uhr bei voller Sonne (5/8), 11.04 Uhr bei Cumulus Wolkenwechsel (6/8), 7.34 Uhr bei Wolken am Himmel (8/8)].



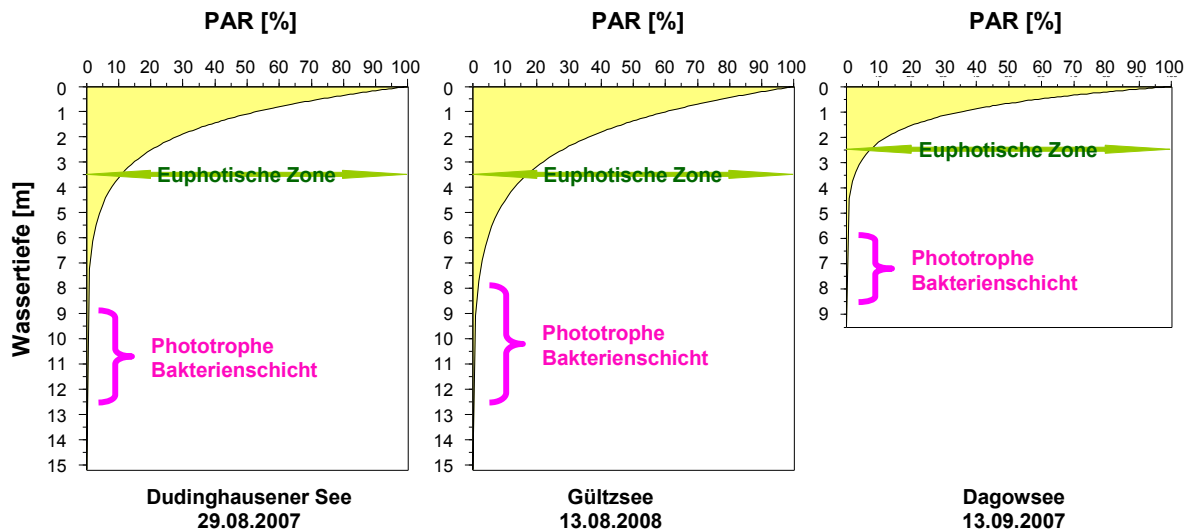
**Abb. 26:** Wellenlängenspektrum als Anteil vom Oberflächenlicht (%) des Dudinghausener Sees (DUD – 29.08.2008), Gültzsees (GÜL – 13.08.2008) und Dagowsees (DAG – 13.09.2007) bezogen auf die Wassertiefe der Bakteriensicht.

Zu ähnlichen Einschränkungen im Wellenlängenbereich kamen VILA & ABELLA (2001) bei Untersuchungen in 41 limnischen Gewässern (Europa und USA, maximale Tiefen von 5-20 m). Sie bewiesen zudem, dass die Lichtqualität in größeren Tiefen entscheidend für die Dominanz von einzelnen Bakterienarten ist. Die von VILA & ABELLA (2001) untersuchten Seen weisen sowohl unterschiedliche Spektralbereiche als auch Differenzen in den dominanten Bakterienpopulationen auf. Die Mehrzahl der Seen zeigen für den Tiefenbereich der phototrophen Bakteriensicht eine vergleichbare Einschränkung im Lichtspektrum, wie bei den drei eigenen Untersuchungsgewässern. So umfasste im See Duck (Michigan) der verfügbare Spektralbereich 520-670 nm und ist damit fast identisch zum Spektralbereich im Dagowsee (526-670 nm). In beiden Seen bilden die grün-gefärbten Chlorobiaceae den dominanten Anteil der Bakteriengemeinschaft. Vereinzelt treten bei VILA & ABELLA (2001) auch Seen mit eingeschränktem Lichtspektrum von 620-720 nm auf. Dieser Wellenlängenbereich konnte bei keinem der drei eigenen Seen nachgewiesen werden. Laut VILA et al. (1999) kann sich der Spektralbereich für die Bakteriensicht auf den mittleren Bereich des vorhandenen Lichtspektrums (500-600 nm) oder den langen Wellenlängenbereich (400-800 nm) beziehen. In den drei Untersuchungsgewässern konnte vorrangig der mittlere Spektralbereich in den Wasserschichten mit den phototrophen Bakterien nachgewiesen werden, wo der grüne Spektralbereich (500-570 nm) am tiefsten eindringt. Dies wurde bereits auch in anderen Seen gemessen (SCHANZ et al. 1998, OVERMANN et al. 1998). Entscheidend für die Zusammensetzung der Bakteriengemeinschaft und ihre Ausbreitungstiefe ist die Fähigkeit der einzelnen Bakterien, Licht von unterschiedlichen Wellenlängenbändern effizient zu nutzen (SCHANZ et al. 1998, VILA & ABELLA 2001). Chromatiaceae, braun-gefärbte Chlorobiaceae und Cyanobakterien bevorzugen das Spektrum von 500 bis 600 nm (VILA et al. 1999). Ihre Anpassung an den grün-gelben Spektralbereich stellt einen Vorteil für die Kolonisierung in tieferen Wasserschichten dar (VILA & ABELLA 2001). Ihre Photosyntheseaktivität steigert sich im grünen Spektralbereich, so dass sie in der Lage sind diesen effektiv zu nutzen (SCHANZ et al. 1998, ROMERO-VIANA et al. 2010). Das photosynthetische Pigment braun-gefärbter Chlorobiaceae (Bchl e) weist laut VILA & ABELLA (2001) eine bessere Anpassung für den grünen Spektralbereich als die Pigmente Bchl c sowie d der grün-gefärbten Chlorobiaceae auf. Im Dudinghausener See als auch Gültzsee steht der grün-gelbe Spektralbereich zur Verfügung und begünstigt das Wachstum braun-gefärbter Chlorobiaceae und Chromatiaceae. Ausschließlich das Vorkommen dieser beiden Familien konnte anhand der Pigmentanalyse belegt werden (Kapitel 5.1.2). Grün-gefärbte Chlorobiaceae wurden dagegen neben braun-gefärbten Vertretern und Chromatiaceae nur im Dagowsee nachgewiesen. Nach VILA et al. (1999) können grün-gefärbte Chlorobiaceae den gesamten Spektralbereich von 400-800 nm ausnutzen. Effektives Wachstum zeigen sie im roten Spektralbereich (610-780 nm), welchen sie somit optimal für ihre Photosynthese nutzen können. Das vorhandene Lichtspektrum in 8 m Tiefe des Dagowsees (526-670 nm, grün-gelb-orange-rot) deckt nur zum Teil diesen optimalen roten Spektralbereich ab. Dennoch besitzen die grün-gefärbten Chlorobiaceae einen Konkurrenzvorteil, da sie eindeutig den dominanten Anteil der Bakteriengemeinschaft darstellen. Laborexperimente durch VILA & ABELLA (2001)

zeigten, dass grün-gefärbte Chlorobiaceae im grünen Spektralbereich ebenfalls wachsen. Dazu müssen sie ihren Carotenoidgehalt vergrößern und somit ihre Pigmentstöchiometrie verändern, was sich in einem geringeren Bchl c:Chlorobacten-Verhältnis äußert. Das vorhandene Lichtspektrum im Dagowsee begünstigt anscheinend das Auftreten der grün-gefärbten Chlorobiaceae. Obwohl in der Literatur als untypisch beschrieben, befindet sich das Maximum an grün-gefärbten Chlorobiaceae unterhalb aller anderen phototrophen Schwefelbakterien. So schildern MONTESINOS et al. (1983) sowie VILA & ABELLA (1994) vom Auftreten der braun-gefärbten Chlorobiaceae in den tieferen Wasserschichten. Dieser Vorteil der grün-gefärbten Vertreter kann durch den hohen Trübstoffanteil im Dagowsee bewirkt worden sein. Trübstoffe „filtern“ (absorbieren) verstärkt kurzwelliges Licht, so dass in größeren Tiefen nur noch der Wellenlängenbereich  $> 600$  nm vorzufinden ist. VILA et al. (1999) sahen den hohen Trübstoffgehalt in mehreren Seen Nordamerikas als entscheidenden Faktor für die Wachstumssteigerung grün-gefärbter Chlorobiaceae an, was für den Dagowsee ebenfalls angenommen werden kann. Die grün-gefärbten Chlorobiaceae sind im Dagowsee nicht nur unterhalb der Chromatiaceae anzutreffen, sondern weisen zudem eine vierfach höhere Pigmentkonzentration als die braun-gefärbten Chlorobiaceae auf (Kapitel 5.1.2). Ein weiterer Grund könnte die Einschränkung der Lichtqualität infolge der Phytoplanktonentwicklung insbesondere der Cyanobakteriensicht an der Wasseroberfläche sein. Zum einen durch den bevorzugten Verbrauch von grünem sowie gelbem Spektralbereich und zum anderen durch deren „Schatteneffekt“ (Kapitel 5.1.2). Eventuell entsteht auch eine Veränderung der Lichtqualität infolge von Windeinwirkungen (RIMMER et al. 2008), welche einen flacheren See, wie dem Dagowsee mit einer maximalen Tiefe von 9,5 m, schneller beeinflussen.

Für alle drei Untersuchungsgewässer zeigte sich eine Veränderung des Lichtspektrums mit der Wassertiefe, was innerhalb der Wassersäule einen Wechsel der Dominanz der Bakterienfamilien bewirkt. So kann das typische stufenförmige Verteilungsmuster der Bakterien von VILA et al. (1998) anhand der Pigmentanalyse bestätigt werden (Kapitel 5.1.2). Der Lichtfaktor bestimmt somit die Zusammensetzung der Gemeinschaft in den Wasserschichten.

Neben der spektralen Zusammensetzung des Lichtes ändert sich mit zunehmender Tiefe auch die Lichtintensität (prozentualer Anteil des Oberflächenlichts bezogen auf den Spektralbereich 400-700 nm). Eine exponentielle Abnahme des Oberflächenlichtes in den Wasserschichten ist mit zunehmender Tiefe für alle drei Seen nachweisbar (Abb. 27). Im Dudinghausener See beträgt der prozentuale Anteil des Oberflächenlichts in der Wachstumszone der Bakteriensicht bei 9 bis 12 m Tiefe zwischen 0,4 bis 1 % des Oberflächenlichts. Im Dagowsee erreichen lediglich 0,1 bis 0,4 % des Oberflächenlichts die phototrophen Bakterien in 6 bis 8 m Tiefe. Den Mikroben im mesotrophen Gültzsee hingegen stehen in 8 bis 12 m Tiefe zwischen 1 und 3,1 % des Oberflächenlichts zur Verfügung. Nach JERLOV (1976) wird die Attenuation eines Gewässers durch Absorptions- und Streuungseigenschaften des Wasserkörpers (siehe auch KIRK 1994) bedingt. Die Trübstoffdichte (gelöstes und partikuläres Material) bedingt die exponentielle Abnahme des Lichtklimas (SOMMER 2005).



**Abb. 27:** Anteil der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR in %) in Abhängigkeit von der Wassertiefe für alle drei untersuchten Seen. Eingezeichnet sind die untere Grenze der euphotischen Zone (1 % Lichtintensität berechnet aus der Sichttiefe) sowie die jeweilige phototrophe Bakteriensicht.

Die Lichtintensität im Gültzsee entspricht nahezu der 3-fachen Intensität vom Dudinghausener See. Die Pigmentanalyse (Kapitel 5.1.2) beider Seen zeigte eine Vielzahl phytoplanktischer Pigmente in unterschiedlicher Konzentration und Verteilung innerhalb der Wassersäule. Für den Dudinghausener See ist im oberen Bereich der Wassersäule eine Anreicherung mit größeren Phytoplanktonbiomassen zu erkennen als auch in Wasserschichten direkt ober- und innerhalb der Bakteriensicht. Dagegen befindet sich der höhere Anteil an Phytoplankton im Gültzsee inner- und unterhalb der Temperatursprungschicht. Zum Zeitpunkt der Lichtmessungen absorbieren und/oder streuen die optisch aktiven Wasserinhaltsstoffe (partikulär und gelöst) im Dudinghausener See das Licht stärker. Die Bakteriengemeinschaft in der Tiefe vom Gültzsee hat demnach den höchsten Oberflächenlichtanteil zur Verfügung. Obwohl die phototrophe Bakteriensicht im Dagowsee in einer geringeren Wassertiefe anzutreffen war, konnten hier keine höheren Unterwasserlichtintensitäten nachgewiesen werden. Ursache ist die höhere Phytoplanktondichte im Epilimnion dieses Sees.

Die Lichtmessungen in den drei Seen verdeutlichen eine geringe Lichtintensität, welche diesen Bakterien zur Verfügung steht. Laut TAKAHASHI & ICHIMURA (1968), VILA et al. (1998) sowie OVERMANN et al. (1998) sind für das photoautotrophe Wachstum von Bakterien weniger als 1 % des Oberflächenlichtes ausreichend. SCHANZ et al. (1998) bestimmten für die Bakteriensicht im See Cadagno (Schweiz) 0,4 % PAR als Wachstumsgrenze, welche für den Gültzsee und den Dudinghausener See nahezu identisch ist. CHAPIN et al. (2004) beschrieben für das Hypolimnion im Cross Reservoir (Kansas, USA) noch geringere Lichtintensitäten von 0,1 % PAR (Juni bis Juli) und 0,03 % (Juli bis Oktober), was mit den Messwerten vom Dagowsee vergleichbar ist. Eine Veränderung der Lichtquantität wird somit auch zwischen den Monaten offensichtlich. Für das Metalimnion lagen die Werte bei CHAPIN et al. (2004) im Cross Reservoir zwischen 0,89 und 2 % PAR. STEENBERGEN &

KORTHALS (1982) berichten für den See Vechten ebenfalls von einer Zunahme an Schwankungen in Qualität und Quantität über den Jahresverlauf sowie von einer temporären Lichtlimitation. Sie ermittelten geringe Lichtintensitäten von 0,08 bis 0,2 % PAR in der Tiefe mit der maximalen Bakterienbiomasse. PARKIN & BROCK (1980 a) beschreiben niedrigere Intensitäten von 0,015 bis 0,3 %, die für die Ausbildung photosynthetisch aktiver Bakterienrasen ausreichend sind. Im vertikalen Verteilungsmodell nach VILA et al. (1998) wird zudem eine unterschiedliche Nutzung des Lichtangebots zwischen den Bakterienfamilien deutlich. Während die Chromatiaceae ein Lichtangebot von 0,14 % PAR benötigen, reichen den Chlorobiaceae nur 0,05 % PAR. Dieser unterschiedliche Lichtbedarf verursacht vertikale Verteilungsmuster innerhalb der Bakteriengemeinschaft (Kapitel 5.1.2), wonach sich die Bakterienarten entsprechend dem Lichtangebot in den Wasserschichten ansiedeln. In welchem Umfang in den drei Untersuchungsgewässern Lichtlimitationen für die phototrophen Schwefelbakterien vorliegen ist nicht eindeutig zu sagen. Die Ergebnisse der Pigmentanalyse (Kapitel 5.1.2) zeigten geringere Konzentrationen im Vergleich zu anderen Untersuchungen und lassen eine Limitation im Wachstum vermuten. Lichtintensitäten können die Photosynthese hemmen und niedrige Wachstumsraten bedingen (SCHANZ et al. 1998). Der größere Anteil der Bakterienbiomasse befindet sich nach Aussagen der Autoren in Tiefen suboptimaler Lichtverhältnisse, welche eine schwächere Photosynthese und niedrigere Wachstumsraten erlauben. Durch Zunahme photosynthetischer Pigmentgehalte (SÁNCHEZ et al. 1998) oder durch ihre Motilität (SCHANZ et al. 1998) können die Bakterien solch Limitationen aber entgegenwirken.

Bisher konnte gezeigt werden, dass das verfügbare Wellenlängenspektrum für die phototrophen Bakterien der drei Seen in Tiefen unterhalb der Temperatursprungschicht auf den Wellenlängenbereich  $\leq 500\text{-}670\text{ nm}$  eingeschränkt ist und in den Wachstumszonen der Bakterienschichten minimale Lichtintensitäten von zumeist weniger als 1 % des Oberflächenlichts zur Verfügung stehen. Daraus lassen sich aber noch keine Angaben über die saisonal tatsächlich zur Verfügung stehende Lichtintensität bzw. die tägliche Lichtdosis machen. In Tabelle 18 sind die Monatsmittel der Tageslichtdosis (Mittag/Sonne) für die entscheidenden Wassertiefen aller drei Seen während dem Auftreten der Bakteriengemeinschaft aufgelistet. Deutlich zu erkennen ist die saisonal bedingte Verringerung der Tageslichtdosis, wie für die Nordhalbkugel üblich. Besonders auffällig war dies im Gültzsee, wo in 9 m Tiefe von Juni bis Oktober eine 80 %ige Abnahme der Lichtintensität ermittelt wurde.

Im Vergleich aller drei Seen wies der Gültzsee ganzjährig die höchsten Lichtintensitäten auf. Im Juni konnten die phototrophen Bakterien erstmals in der Wassersäule bei 11 und 12 m Tiefe nachgewiesen werden. Für diese Tiefe wurde zu diesem Zeitpunkt eine tägliche Lichtdosis von 0,57 bis 0,73 mol Photonen  $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$  kalkuliert. Ende Oktober, zum Einsetzen der Vollzirkulation, standen den Mikroben nur noch 0,16 bis 0,28 mol Photonen  $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$  (9 bis 11m Tiefe) zur Verfügung. Veränderungen der Lichtintensitäten und deren mögliche Folgen (Limitation) wurden bereits durch STEENBERGEN & KORTHALS (1982) sowie CHAPIN et al. (2004) während der Vegetationsperiode festgestellt. Diese saisonalen

Veränderungen können Auswirkungen auf die Abundanz und die Diversität der Bakteriengemeinschaft zum Zeitpunkt ihres Vorkommens haben (SCHANZ et al. 1998, CAMACHO et al. 2000). Im See Cadagno (Schweiz) lag der Lichtsättigungswert ( $I_k$ ) bei Lichtdosen von 0,29 bis 0,46 mol Photonen  $m^{-2} d^{-1}$  (SCHANZ et al. 1998<sup>2</sup>). Die tägliche Lichtdosis jedes Monats und jeder Tiefe im Gültzsee ordnet sich in diese Datenreihe von SCHANZ et al. (1998) ein. STEENBERGEN & KORTHALS (1982<sup>3</sup>) sprechen von Lichtintensitäten um die 0,08 bis 0,19 mol Photonen  $m^{-2} d^{-1}$  im See Vechten (Niederlande) während der Monate Juli und September, welche dort das Wachstum der phototrophen Bakterien limitierten. Vergleichbar geringe Lichtintensitäten bestehen erst im Oktober in 11 und 12 m Tiefe. Für den Gültzsee liegen demnach über den Zeitraum der Sommerstagnation ausreichende Lichtbedingungen vor, welche eine optimale Photosynthese gewährleisten. Dies zeichnet sich auch in der vertikalen Verteilung beider Bakterienfamilien ab. Im August konnte in 9 m das Maximum der Chromatiaceae und in 10 m die maximale Abundanz der braun-gefärbten Chlorobiaceae festgestellt werden (Kapitel 5.1.2). Eine Überlagerung der maximalen Biomassen beider Familien aufgrund mangelhafter Lichtbedingungen findet nicht statt.

**Tab. 18:** Monatsmittel der täglichen Lichtdosis [mol Photonen  $m^{-2} d^{-1}$ ] von entscheidenden Horizonten aller drei Seen über den Zeitraum der phototrophen Bakterien; ab *Oktober\** konnten keine Bakterien mehr beobachtet werden.

See	Monat	Wassertiefe			
		9 m	10 m	11 m	12 m
<b>Dudinghausener See</b>	Juli	0,51	0,36	0,26	0,19
	August	0,33	0,24	0,17	0,13
	September	0,23	0,17	0,12	0,09
	<i>Oktober*</i>	<i>0,12</i>	<i>0,09</i>	<i>0,06</i>	<i>0,05</i>
<b>Gültzsee</b>	Juni	1,28	0,96	0,73	0,57
	Juli	1,17	0,88	0,67	0,52
	August	0,76	0,58	0,44	0,34
	September	0,53	0,40	0,31	0,24
	Oktober	0,28	0,21	0,16	0,13
<b>Dagowsee</b>		6 m	7 m	8 m	
	Mai	0,17	0,08	0,04	
	Juni	0,17	0,08	0,04	
	Juli	0,18	0,09	0,04	
	August	0,14	0,07	0,03	
	September	0,11	0,05	0,03	

Im Dudinghausener See wurde die phototrophe Bakteriengemeinschaft erstmals im Juli in den unteren Horizonten 11 und 12 m bei Intensitäten von 0,19 bis 0,26 mol Photonen  $m^{-2} d^{-1}$  (Tab. 18) beobachtet, welche nach STEENBERGEN & KORTHALS (1982) über dem Bereich der Lichtlimitation liegen. In den weiteren Monaten sanken die Tageslichtdosen auf 0,09 bis 0,17 mol Photonen  $m^{-2} d^{-1}$ . Im September wären die Bakterien danach lichtlimitiert gewesen. Ein Hinweis auf Lichtlimitation könnte das stufenlose Verteilungsmuster der Pigmente (Kapitel 5.1.2) sein. Das Maximum der Leitpigmente beider Familien befindet sich

<sup>2</sup> Umrechnung von 0,012 bis 0,019 mol Quanten  $m^{-2} h^{-1}$

<sup>3</sup> Umrechnung von 0,9 bis 2,2  $\mu$ Einstein  $m^{-2} s^{-1}$

in der gleichen Wassertiefe. Es erfolgt demnach eine Vermischung phototropher Gemeinschaften in einer Tiefenschicht, wo sie gegenseitig um das Licht als auch die Nährstoffe konkurrieren und mit suboptimalen Bedingungen auskommen müssen, was niedrigere Wachstumsraten zur Folge haben kann. Optimale Lichtbedingungen, wie durch SCHANZ et al. (1998) definiert, können somit im Dudinghausener See ausgeschlossen werden. Die für Oktober kalkulierten Tageslichtdosen befinden sich auch nach STEENBERGEN & KORTHALS (1982) im Bereich der Lichtlimitation. Da im September die Mikroben in der Wassersäule anhand der Pigmentanalyse das letzte Mal nachgewiesen werden konnten, obwohl die Vollzirkulation und damit die Durchmischung mit Sauerstoff erst Ende Oktober einsetzte, liegt die Vermutung nahe, dass ein Bakterienwachstum unter den Lichtbedingungen im Oktober nicht mehr gewährleistet werden konnte und die Bakterien frühzeitig abstarben. Die kalkulierten Lichtdosen im eutrophierten Dagowsee (Tab. 18) deuten ebenfalls auf eine Lichtlimitation der phototrophen Bakterien hin und zeigen, wie bereits die Pigmentanalyse im Kapitel 5.1.2, Parallelen zum niederländischen See Vechten (STEENBERGEN & KORTHALS 1982). In den unteren Horizonten von 7 und 8 m Tiefe stehen nur 0,03 bis 0,08 mol Photonen  $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$  zur Verfügung. Ähnliche Werte für den Dagowsee erhielten GLAESER & OVERMANN (2003<sup>4</sup>) mit 0,06 mol Photonen  $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$  (1999 in 6,8 m Tiefe) bis 0,005 mol Photonen  $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$  (1996 bei 7,7 m). Diese geringen Lichtintensitäten können das Verteilungsmuster der Bakterien im Dagowsee gut erklären. Die Chromatiaceae und braun-gefärbten Chlorobiaceae befinden sich bevorzugt zwischen 6 und 7 m Tiefe, während die grün-gefärbten Vertreter in der Wasserschicht von 7 bis 8 m auftreten. Die Kultivierung von *Pelochromatium roseum* aus dem Dagowsee unter Laborbedingungen erbrachte die höchste Biomasse bei 0,43 und 0,86 mol Photonen  $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$  an intakten Konsortien (OVERMANN et al. 1998<sup>5</sup>). Anhand dieser Kultivierungsversuche konnte festgestellt werden, dass bei einer Hälterung unter natürlichen Bedingungen (geringe Lichtintensitäten, Seewasser) nach einigen Tagen mehr als 75 Prozent der zuvor vorhandenen Konsortien verloren gingen, wobei auch weitere Umweltparameter (Verfügbarkeit organischer Substanzen) hierbei eine entscheidende Rolle spielen. Demzufolge wird deutlich, dass im Dagowsee eine Wachstumslimitation für die phototrophen Bakterien vorherrscht. Im Gegensatz zu den anderen beiden Seen variiert die tägliche Lichtdosis im Dagowsee in den betrachteten Untersuchungsmonaten nicht so gravierend, d.h. über den Sommer im Jahr 2007 konnten durchaus gleichbleibende Lichtbedingungen festgestellt werden. Die Bakterien treten bereits im Mai auf, wenn die Stagnationsphase im See beginnt. Die Bakterienschicht bildet sich direkt über dem Sediment innerhalb von 6 bis 8 m Tiefe aus. Hemmungen infolge zu hoher Lichtintensitäten ( $> 2,59$  mol Photonen  $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ , SCHANZ et al. 1998<sup>6</sup>) konnte in allen drei Untersuchungs-gewässern ausgeschlossen werden.

In allen Seen müssen die Bakteriengemeinschaften mit minimalen Lichtansprüchen während der gesamten Vegetationsperiode auskommen. Laut RIMMER et al. (2008) ist das Auftreten

<sup>4</sup> Umrechnung von 0,06  $\mu\text{mol Quanten m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (1996) und 0,7  $\mu\text{mol Quanten m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (1999)

<sup>5</sup> Umrechnung von 5 und 10  $\mu\text{mol Quanten m}^{-2} \text{s}^{-1}$

<sup>6</sup> Umrechnung von 0,108 mol Quanten  $\text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$

hoher bakterieller Dichten bei extrem wenig Lichteinfall nicht ungewöhnlich. SÁNCHEZ et al. (1998) sowie VILA & ABELLA (2001) zeigten, dass die Bakterien der Lichtlimitation durch die verstärkte Bildung an photosynthetischen Pigmenten versuchen entgegenzuwirken. Eine andere Möglichkeit dem Lichtmangel auszuweichen besteht in der vertikalen Wanderung der Bakterien (SCHANZ et al. 1998). GERVAIS (1997) beschrieb dieses Phänomen für *Chromatium cf. okenii*. Zahlreiche Arten sind in der Lage mittels Gasvesikel oder biochemischer Stoffe aktiv Horizonte mit optimalen Bedingungen aufzusuchen (OVERMANN et al. 1991, RÜCKER 1997). Gasvesikel nutzt beispielsweise die Art *Thiopedia sp.*, welche sich zu Platten zusammenfinden, um gemeinsam bei Nährstofflimitation (zu wenig Schwefelwasserstoff) abzusinken bzw. bei Lichtmangel gemeinsam aufzutreiben (RÜCKER 1997, OVERMANN & GARCIA-PICHEL 2006). *Pelochromatium sp.* zählt zu den Konsortien<sup>7</sup> bildenden Gattungen, welche auch im Dagowsee nachgewiesen wurde (GLAESER & OVERMANN 2004) und einen Höhenunterschied von 80 cm bewältigen kann (persönl. Mitteilung BABENZIEN 2010). Die Rindenzellen dirigieren die Hauptzelle mittels Chemotaxis. Dabei werden Licht sowie auch Sulfid als Makronährstoff in der Literatur als die entscheidenden Parameter für vertikale Wanderungen und Photosyntheseaktivität angesehen (VILA et al. 1998, CAMACHO et al. 2000). Für Konsortien aus dem Dagowsee wurde diese vertikale Wanderung infolge von Photo- und Chemotaxis bereits durch FRÖSTL & OVERMANN (1998) experimentell untersucht. OVERMANN et al. (1991) berichteten auch, dass die Ausbildung dieser Gasvesikel bei der Art *Pelodictyon phaeoclathratiforme* ausschließlich bei geringen Lichtintensitäten unter  $5 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  erfolgte.

Neben der aktiven vertikalen Wanderung vertreten einige Autoren (u.a. RIMMER et al. 2008) die Auffassung, dass durch interne Wellenaktivitäten, sogenannte Seichen, sich Teile des Metalimnions periodisch näher zur Oberfläche bewegen, so dass die Bakterien in Horizonte mit höheren Lichtintensitäten kommen. Dies ist die Folge einer Kombination aus Wind, täglich wiederkehrenden Schwingungen des Metalimnions sowie Lichtstunden. Diese interne Hebung des Metalimnions erfolgt in Bereichen vom See Kinneret (Israel) täglich zum frühen Nachmittag, da der Wind die Wasseroberfläche zu diesem Zeitpunkt am stärksten angreift (RIMMER et al. 2008).

In der Tabelle 19 ist die maximale Photonenflussdichte im simulierten Tagesgang (WALSBY 1997) für die Wassertiefen der phototrophen Bakterien berechnet worden. In 9 m Tiefe ergaben sich Höchstwerte von  $14,16 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Dudinghausener See) als auch  $35,04 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Gültzsee) und in einer Tiefe von 6 m beim Dagowsee  $4,52 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . RÜCKER (1997) zitiert Lichtwerte von Pfennig aus dem Jahr 1978, wonach die Chromatiaceae 25 bis  $70 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , während die Chlorobiaceae 20 bis  $25 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  benötigen. Diese Werte beschreiben die Lichtintensität, die notwendig wäre, um den minimalen Energiebedarf zu decken und Respirationsverluste auszugleichen. Ein Vergleich verdeutlicht, dass die gemessene Lichtintensität der drei untersuchten Seen zumeist unter den Lichtkompensationswerten liegt. Nur der Gültzsee

<sup>7</sup> Art der Symbiose zwischen Bakterien (OVERMANN et al. 1998, OVERMANN 2010)



zeigt in den ersten Monaten der Sommerstagnation (Juni und Juli) annähernd so hohe Intensitäten. Für die Bakterien dieser Gewässer sind demnach nur sehr geringere Lichtintensitäten während der gesamten Vegetationsperiode verfügbar. Vielleicht wirken sie dem Mangel temporär durch vertikale Wanderung innerhalb der Wassersäule entgegen. Untersuchungsergebnisse vom Dagowsee durch GLAESER & OVERMANN (2003) bestätigen durch Messungen von 1995 bis 1999 für die Monate Juli und August geringe Lichtintensitäten mit 0,06 bis 1,1  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Laut OVERMANN et al. (1998) treten bei solchen geringen Lichtintensitäten ( $< 7 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) verstärkt die Konsortien im Dagowsee auf.

**Tab. 19:** Maximale Photonenflussdichte eines Tages [ $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] der Horizonte mit phototrophen Bakterien in allen drei Seen über den Zeitraum ihres Vorkommens.

See	15. Monat	Wassertiefe			
		9 m	10 m	11 m	12 m
<b>Dudinghausener See</b>	Juli	14,16	10,11	7,36	5,45
	August	10,08	7,20	5,24	3,88
	September	8,06	5,76	4,19	3,10
<b>Gültzsee</b>	Juni	35,04	26,44	20,18	15,56
	Juli	32,61	24,60	18,78	14,48
	August	23,22	17,52	13,37	10,31
	September	18,56	14,01	10,69	8,24
	Oktober	11,66	8,80	6,71	5,18
		6 m	7 m	8 m	
<b>Dagowsee</b>	Mai	4,52	2,19	1,08	
	Juni	4,42	2,14	1,05	
	Juli	4,26	2,06	1,01	
	August	3,81	1,84	0,91	
	September	2,91	1,41	0,69	

Es wurde gezeigt, dass die Bakterien in Wassertiefen mit geringen Lichtintensitäten vorkommen. Um die Lichtsättigung zu ermitteln, erfolgten für den Gültzsee PAM-Absorptionsmessungen an aufkonzentrierten Bakteriensuspensionen, wo der  $I_k$ -Wert (Lichtsättigungspunkt) aus dem Quotienten von  $P_{\max}$  und  $\alpha$  berechnet wurde (Tab. 20, siehe auch Kapitel 4.3.1 – Material & Methoden). Vergleichbare Ergebnisse erzielten SCHANZ et al. (1998) für den See Cadagno (Schweiz).

**Tab. 20:** Photosyntheseparameter der jeweils aufkonzentrierten Bakteriensuspension aus 9 m, 10 m und 11 m Tiefe vom Gültzsee [ $P_{\max}$  (rETR),  $\alpha/\beta$  (rETR ( $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) $^{-1}$ ),  $I_k$ -Wert ( $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )].

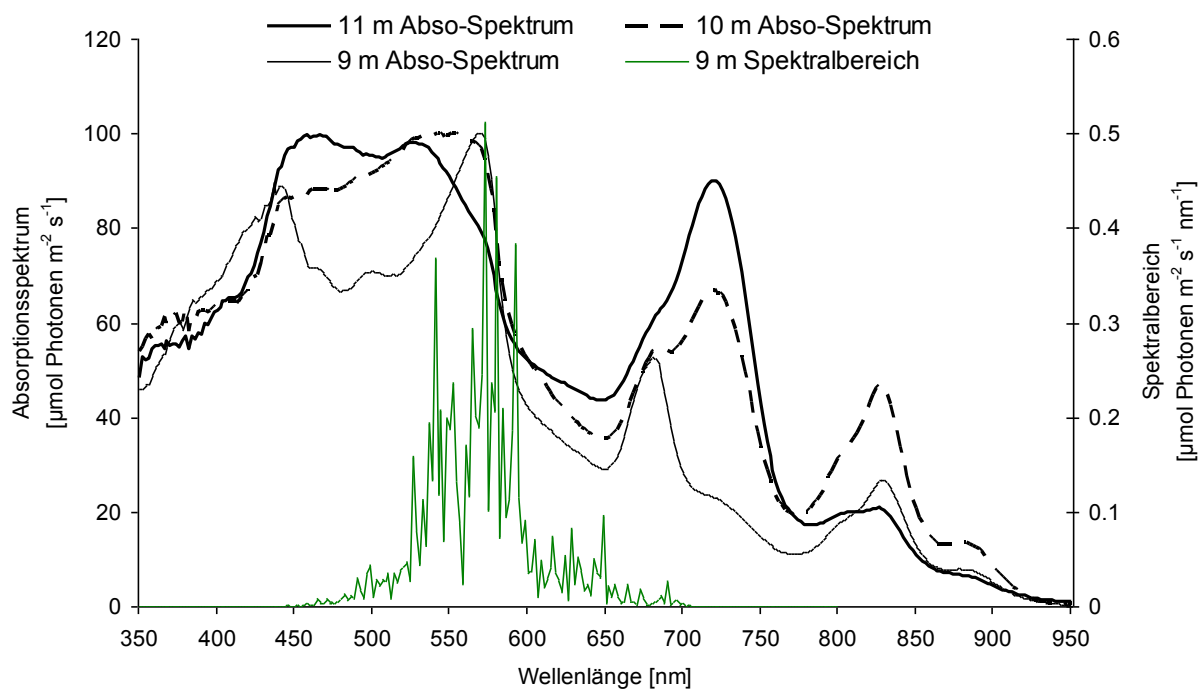
Wassertiefe [m]	$P_{\max}$	$\alpha$	$\beta$	$I_k$ -Wert
<b>9</b>	91,15	0,38	0,0	241,52
<b>10</b>	58,96	0,33	0,0	181,22
<b>11</b>	42,34	0,24	0,0	173,28

Werden die errechneten  $I_k$ -Werte (Tab. 20) mit den maximalen Photonenflussdichten eines Tages im Gültzsee (Tab.19) verglichen, dann ist festzustellen, dass die Photonenflussdichten weitaus niedriger sind. Die Werte betragen lediglich 12 bis 15 % vom Lichtsättigungspunkt. Dies verdeutlicht nochmal, dass sich die Mikroben permanent in einer starken Lichtlimitation befinden. Eine Lichtsättigung (Intensitätsbereich über dem  $I_k$ -Wert) wird im gesamten Untersuchungszeitraum nicht annähernd erreicht. Der  $I_k$ -Wert bezieht sich aber auf das Wellenlängenspektrum von 350 bis 950 nm. Da die maximalen Photonenflussdichten eines Tages auf dem Spektrum von 350 bis 800 nm basieren, liegt eine Überschätzung des berechneten  $I_k$ -Wertes vor, welcher bei einem Wellenlängenspektrum von 350-800 nm niedriger sein würde.

Neben dem grünen Spektralbereich (500-570 nm) nutzen phototrophe Schwefelbakterien auch den roten Spektralbereich (610-780 nm) und den Infrarotbereich (ab 780 nm). Absorptionsspektren von aufkonzentrierten Bakteriengemeinschaften aus 9 m, 10 m und 11 m Wassertiefe des Gültzsees (Abb. 28) lassen deutlich erkennen, dass deren Pigmentzusammensetzung innerhalb der Gemeinschaft tiefenabhängig variiert. Neben gleichen Absorptionsmaxima (680 nm, 720 nm, 830 nm) treten auch Unterschiede im Wellenlängenbereich 400 bis 600 nm auf, wo jede Kurve ein anderes Absorptionsmaximum aufweist. Die Pigmente der Bakterien aus den verschiedenen Tiefen absorbieren daher Licht in unterschiedlichen Spektralbereichen, so dass der gesamte Anteil des Lichtes effektiver für die Photosynthese genutzt werden kann. Offensichtlich liegen auch Absorptionsmaxima im infraroten Spektralbereich (ab 780 nm) vor. Ob dieses Wellenlängenspektrum über 800 nm den Bakterien wirklich zur Verfügung steht, konnte mit der angewendeten Methode leider nicht erfasst werden, da Lichtmessungen am Spectoradiometer nur bis 800 nm erfolgten (Abb. 28).

Das Spektrum des verfügbaren Unterwasserlichts in 9 m Tiefe (450-700 nm) deckt die Absorptionsmaxima aller Bakteriengemeinschaften der drei Tiefen nur geringfügig ab. Die Bakteriensuspension aus 9 m Tiefe nutzt demnach die Absorptionsmaxima bei 570 und 680 nm. Die weiteren Peaks bei 440, 830 und 878 nm liegen außerhalb des vorhandenen Wellenlängenspektrums. Die Bakteriengemeinschaft aus 10 m Tiefe nutzt Maxima bei 550 und 680 nm. Neben den Peaks bei 830 sowie 878 nm zeigt sich ein weiterer Peak bei 720 nm. In 11 m Tiefe verschiebt sich das Absorptionsspektrum deutlich in den kurzwelligen Bereich. Hier greifen die Maxima bei 460 und 530 nm ins vorliegende Spektrum. Die Pigmentzusammensetzung in den Bakterien ändert sich stärker, da lediglich der Peak bei 720 nm deutlich ausgeprägt ist. Die Peaks bei 830 und 878 nm im Infrarotbereich sind abgesunken. Die Pigmente phototropher Bakterien, mit denen das vorhandene Wellenlängenspektrum effektiv genutzt werden kann, sind vorrangig die Carotenoide der Chromatiaceae (Okenon – Maxima 487 nm) und der Chlorobiaceae (Isorenieratin – Maxima 430, 450 und 480 nm). Im Absorptionsspektren der angereicherten Bakteriensuspensionen aus 10 und 11 m Tiefe wird die Grünlücke (500-570 nm) komplett geschlossen, was auf einen hohen Carotenoidgehalt hindeutet. Diesen grün-gelben Spektralbereich von 500-600 nm bevorzugen sowohl Chromatiaceae als auch braun-gefärbte Chlorobiaceae (VILA et al. 1999). Bei den Bacteriochlorophyllen greift Bchl *a* (Maxima 469 und 654 nm) der braun-gefärbten

Chlorobiaceae ins Spektrum. Anhand der Pigmentanalyse (Kapitel 5.1.2) zeigte sich in 10 m Tiefe vom Gültzsee ein Dominanzwechsel zwischen den phototrophen Bakterien, indem die braun-gefärbten Chlorobiaceae ihr Maximum erreichten. Das Maximum von Bchl *e* mit 469 nm wird besonders deutlich in den Absorptionsspektren von 10 und 11 m Tiefe. Beim Vergleich der Absorptionsspektren mit cytophotometrisch aufgenommenen Spektren durch RÜCKER (1997) von braunen Bakterienarten aus dem Tiefen See (*Pelochromatium roseum*) und dem Großen Glubigsee (*Pelodictyon phaeoclathratiforme*) konnte eine große Ähnlichkeit zum Absorptionsspektrum der Bakteriengemeinschaft aus 11 m festgestellt werden. Demnach ist offensichtlich eine braun-gefärbte Art der Chlorobiaceae enthalten, was die molekularbiologischen Untersuchungen von Proben aus dem Gültzsee bestätigen können (Kapitel 5.3.2.3). Als ein Vertreter der Chlorobiaceae im Gültzsee wird neben *Chlorobium sp.*, *Chlorobium chlorochromatii* und *Chlorochromatium aggregatum* in dem Zusammenhang auch *Pelodictyon phaeoclathratiforme* genannt. Die Absorptionsmaxima von Bchl *a* (Maxima 364 und 770 nm), als spezifisches Pigment der Chromatiaceae, liegen hingegen außerhalb des verfügbaren Unterwasserlichtspektrums und sind als Peaks nicht aus den Absorptionsspektren erkennbar.



**Abb. 28:** Absorptionsspektren [ $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] angereicherter Bakteriensuspensionen aus 9 m, 10 m und 11 m Wassertiefe des Gültzsees im Vergleich zum vorliegenden Wellenlängenspektrum ( $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{nm}^{-1}$ ) aus 9 m Tiefe.

Die Messungen verdeutlichen noch einmal, dass die Bakterien durch die Variation in der Pigmentbildung und Pigmentzusammensetzung auf die wechselnden Lichtverhältnisse reagieren und sich so den vorliegenden Bedingungen anpassen können.

### 5.3 Molekulare Untersuchungen zur Diversität phototropher Schwefelbakterien

Nach der Charakterisierung der Licht- und Nährstoffverhältnisse in den drei Seen und Dokumentation des zeitlichen Auftretens der Bakteriengemeinschaften wird die Diversität und Abundanz dieser im folgenden Kapitel beschrieben. Die Zusammensetzung der phototrophen Bakteriensicht in allen drei Seen wurde anhand molekularbiologischer Analysen feinskalig charakterisiert. Mittels der CARD-FISH-Methode wurden die Bakterienabundanz und die Größenklassen beider Familien definiert. Eine Ähnlichkeitsanalyse zwischen den Seen als auch innerhalb der Wassersäule eines Sees erfolgte mittels Denaturierende Gradienten Gelelektrophorese (DGGE). Die anschließende Sequenzierung ausgeschnittener DGGE-Banden ermöglichte eine erste Zuordnung auf Gattungs- bzw. Phylotypebene der Bakterien.

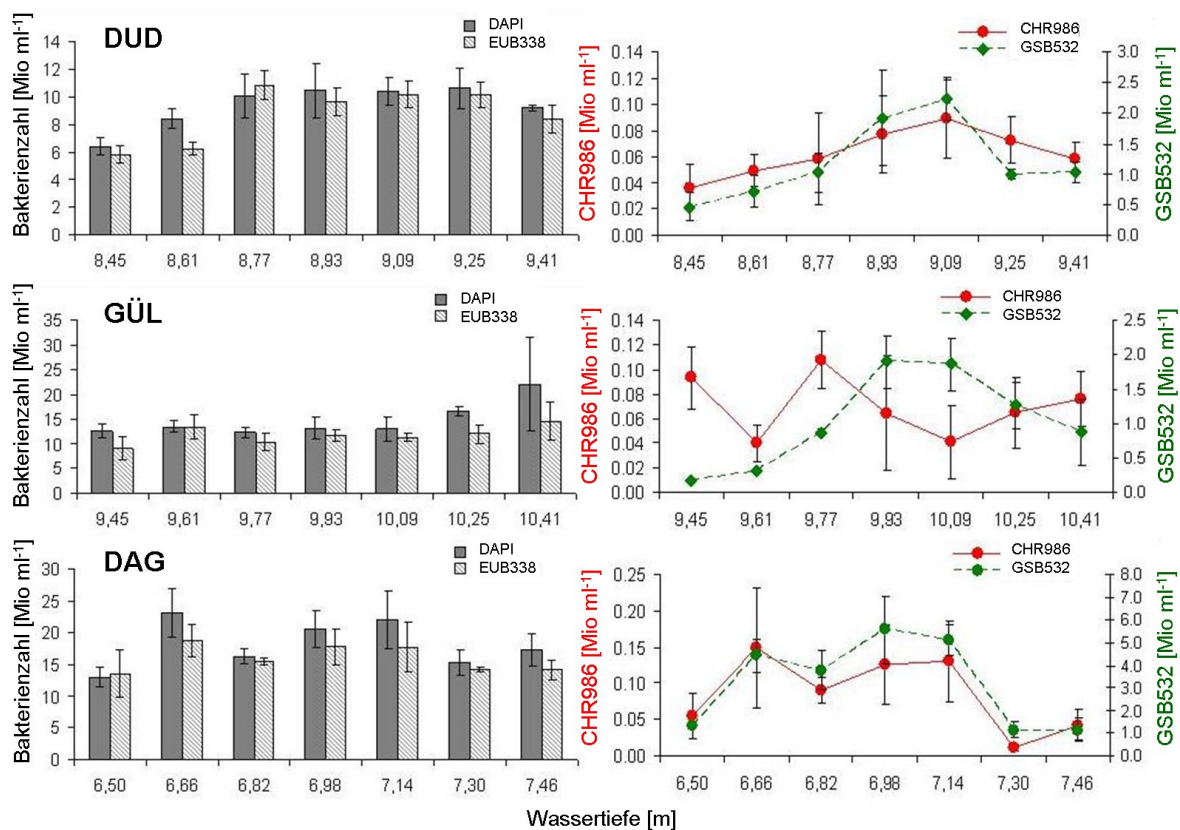
#### 5.3.1 Catalyzed Reporter Deposition Fluorescence *in-situ* Hybridisation (CARD-FISH)

Neben der Gesamtzellzahl mittels DAPI-Färbung wurden die Abundanz beider Bakterienfamilien (CHR986- und GSB532-Sonde) sowie der Bakterien (EUB338-Sonde) erfasst (siehe Kapitel 4.3.4.1).

Der Anteil der Bakterien (EUB338) an der Gesamtzellzahl (DAPI) ist sehr hoch (Abb. 29). Für den Dudinghausener See liegt der Bakterienanteil durchschnittlich bei 93 % ( $SD^* = 10,1$ ), für den Gültzsee bei 81 % ( $SD^* = 11,5$ ) und für den Dagowsee bei 89 % ( $SD^* = 8,7$ ). Die Gesamtbakterienabundanz (EUB338) zeigt im Vergleich zur Gesamtzellzahl eine hohe Hybridisierungseffizienz besonders beim Dudinghausener See. Die Bakterienzählung einer Probe ohne CARD-FISH-Behandlung erzielte nach DAPI-Färbung ein vergleichbares Ergebnis in Höhe der Bakterienabundanz wie die DAPI-Untersuchungen an den CARD-FISH behandelten Proben. Ein geringer Unterschied von  $< 5\%$  wurde festgestellt. Dieser ist begründet im Verlust von Zellen während der Durchführungsschritte der CARD-FISH-Methode (z.B. Waschen, Filterschneiden). Im letzten Schritt „Einbetten der Filter in Agarose“ werden alle Zellen ausreichend befestigt, was ohne Agarose nicht gewährleistet wäre (PERNTHALER et al. 2002). Die Verlustrate bleibt demnach gering. Bei der Zellzählung von Proben aus dem Dudinghausener See konnte ein großer Anteil an Cyanobakterien festgestellt werden, wonach das Ergebnis der Pigmentanalyse (Kapitel 5.1) bestätigt wird. Infolge ihrer rötlichen Autofluoreszenz unter Blau-Anregung heben sie sich zwar deutlich von den grün fluoreszierenden Schwefelbakterien ab, jedoch wurde die Zählung teilweise durch Überlagerung der Schwefelbakterien mit Cyanobakterien erschwert.

Die Chromatiaceae (CHR986) und die Chlorobiaceae (GSB532) gehören zur Domäne der Eubakterien. Der prozentuale Anteil an der Zellzahl der Bakterien (EUB338) ist besonders für die Chromatiaceae mit nur  $\leq 1\%$  ( $SD^* = 0,2$ ) sehr gering (Abb. 29). Für alle drei Seen liegen die Abundanzen zwischen  $0,011$  bis  $0,15 \cdot 10^6$  Bakterien  $ml^{-1}$ . Dagegen sind die Chlorobiaceae mit 2 bis 22 % ( $SD^* = 8,3$ ) an den Bakterien (EUB338) vertreten. Im Dagowsee erreichen sie sogar einen Anteil von 31 %. Die Chlorobiaceae weisen demnach eine deutlich

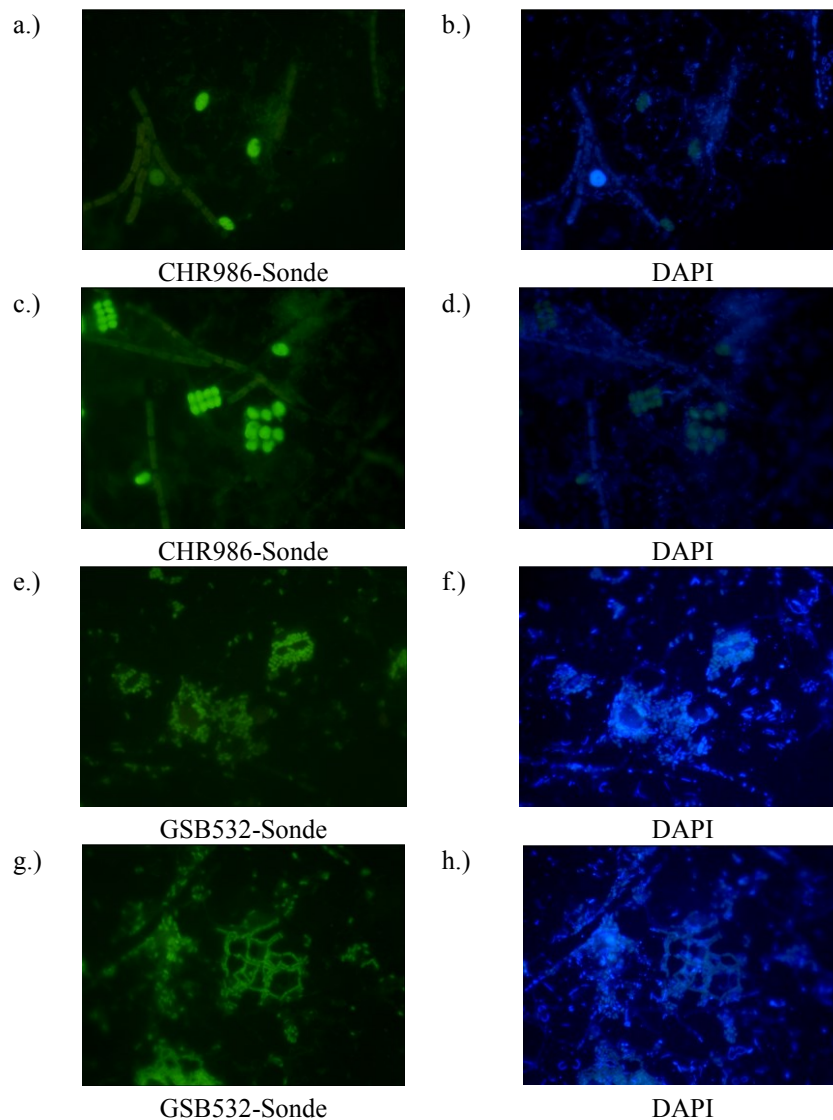
höhere Bakterienzahl auf, welche im mittleren Bereich der Bakterienschicht ihr Maximum zeigt. Die höchste Abundanz an Chlorobiaceae wurde im Dagowsee mit rund  $6 \cdot 10^6$  Bakterien  $\text{ml}^{-1}$  ( $\text{SD}^* = 1,47$ ) ermittelt. Diese erhöhte Abundanz gegenüber den anderen Seen bestätigen die Bacteriochlorophyll-Konzentrationen ( $180 \mu\text{g l}^{-1}$  Bchl e und  $62 \mu\text{g l}^{-1}$  Bchl d). In der Abundanz beider Familien besteht eine hohe Ähnlichkeit zwischen dem Dudinghausener See und Gültzsee, während der Dagowsee dagegen höhere Bakterienzahlen aufweist. Einen großen Anteil bei den Chlorobiaceae bilden höchstwahrscheinlich die Epibionten der Konsortien. OVERMANN et al. (1998) beschreibt für *Pelochromatium roseum* eine Vereinigung von rund 20 Epibionten pro Konsortium. Aufgrund einer hohen Abundanz dieser Konsortien im Dagowsee 1995 konnten rund 19 % der Gesamtbakterienzahl den Epibionten zugeschrieben werden.



**Abb. 29:** Mittelwerte der mikrobiellen Abundanz ( $n=3$ ; Zellen $\cdot 10^6$  Bakterien  $\text{ml}^{-1}$ ) von Gesamtzellzahl (DAPI), Bakterien (EUB338), Chromatiaceae (CHR986 – Primärachse) und Chlorobiaceae (GSB532 – Sekundärachse) in mehreren Wassertiefen vom Dudinghausener See (DUD – 26.8.2008), Gültzsee (GÜL – 9.9.2008) und Dagowsee (DAG – 5.8.2008) mit Standardabweichung ( $\text{SD}^*$ ).

Die Abundanz in den einzelnen Tiefenstufen spiegelt die unterschiedliche Verteilung beider Familien innerhalb der Wassersäule wider, welche primär durch die Licht- und Sulfidbedingungen bestimmt wird (PFENNIG & TRÜPER 1974, VAN GEMERDEN & MAS 1995, RÜCKER 1997). In Kapitel 5.1 wurde bereits für jeden See ein Verteilungsmuster nach VILA et al. (1998) anhand der Pigmentanalyse gezeigt. Die Ergebnisse der CARD-FISH-Analyse bestätigen die dort getroffene Festlegung des jeweiligen Modelltyps jeden Sees. Die Bakterienzahlen der Chromatiaceae vom Gültzsee zeigen das Maximum in den oberen

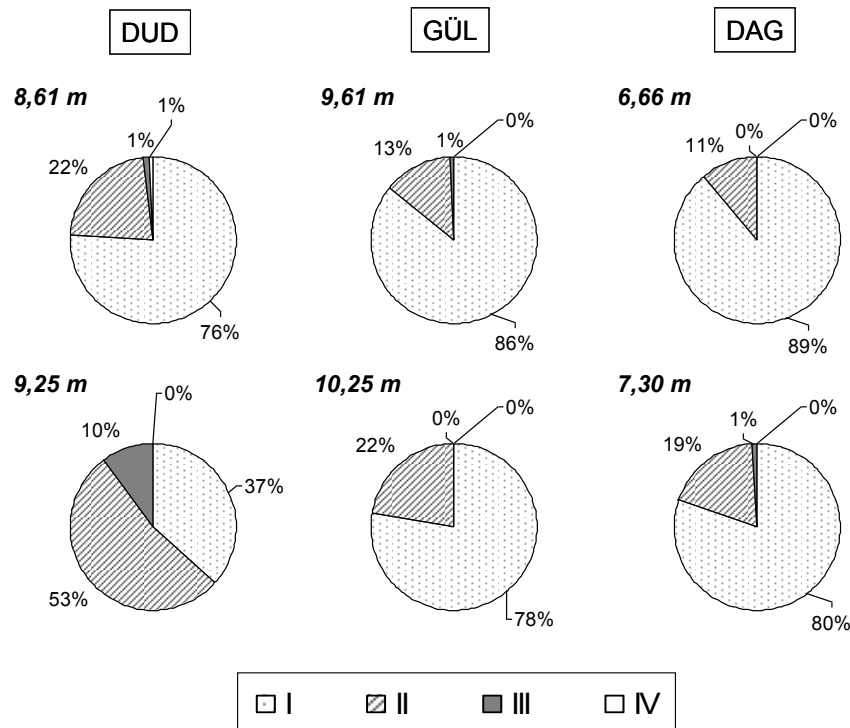
Wassertiefen, während die maximale Abundanz der Chlorobiaceae in den darunterliegenden Schichten besteht. Dieses verlagerte Maximum konnte ebenfalls anhand der Bakterienpigmente festgestellt werden. Die Überlagerung beider Familien sowie deren maximalen Bakterienzahlen im Dudinghausener See sowie im Dagowsee sind auch identisch mit den Pigmentuntersuchungen. Unterhalb von 9,41 m Tiefe bleibt nach den Ergebnissen der Pigmentanalyse (Kapitel 5.1.3) zu urteilen, dass sich die Abundanzverhältnisse im Dudinghausener See nicht ändern, während für den Dagowsee mit zunehmender Tiefe eine Erhöhung der Chlorobiaceae zu vermuten ist.



**Abb. 30 a-h:** CARD-FISH-Analyse – Chromatiaceae (CHR-Sonde = Bild a, c) und Chlorobiaceae (GSB-Sonde = Bild e, g) sowie DAPI-Zählung (Bild b, d, f, h) vom Dagowsee (1000er Vergrößerung).

Die Mikroskopaufnahmen verdeutlichen den Größenunterschied zwischen den Bakterien beider Familien (Abb. 30). Die Chromatiaceae sind in ihrem Zellumfang etwa um das Zehnfache größer als die Chlorobiaceae, was auch durch Untersuchungen von FRY (1987) belegt wurde. Neben der Größenklassifizierung lassen sich durch diese mikroskopischen

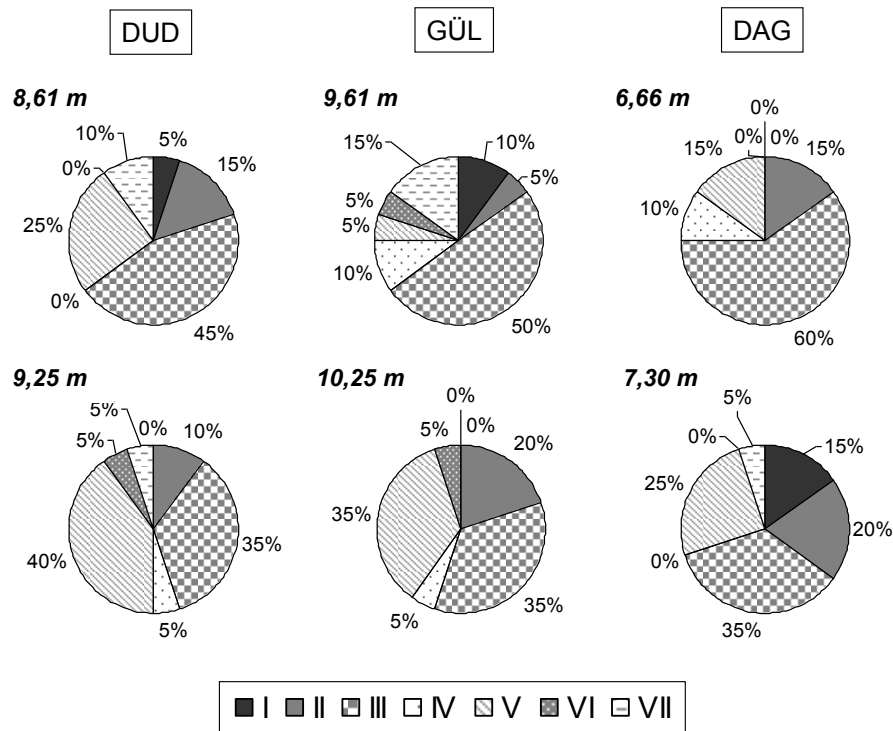
Untersuchungen auch einige Gattungen bereits identifizieren. So konnte die Gattung *Thiopedia* anhand des Zusammenschlusses einzelner Zellen zu Platten mikroskopisch bestimmt werden (Abb. 30c). Aus der Familie der Chlorobiaceae konnte die Gattung *Chlorobium* (*Pelodictyon*) oder *Thiodictyon*, welche beide netzartige Strukturen ausbilden, identifiziert werden (Abb. 30g). Frühere Untersuchungen durch BABENZINI (1995) sowie OVERMANN et al. (1999) dokumentieren das Vorkommen aller drei Gattungen im Dagowsee. Ein Nachweis der Gattung *Chlorobium* (*Pelodictyon*) konnte auch anhand der eigenen Sequenzierung (Kapitel 5.3.2.3) erfolgen.



**Abb. 31:** Größenklassenverhältnisse von Chromatiaceae (CHR986) in zwei ausgewählten Wassertiefen vom Dudinghausener See (DUD 26.8.2008; 8,61 m/9,25 m), Gültzsee (GÜL 9.9.2008; 9,61 m/10,25 m) und Dagowsee (DAG 5.8.2008; 6,66 m/7,30 m). Einteilung in Größenklassen I – 6,5 bis 32,5 µm; II – 39 bis 65 µm; III – 71,5 bis 97,5 µm; IV – 104 bis 130 µm.

Die Größenklassifizierung beider Familien hinsichtlich der Zelllänge wurde für jeweils zwei Wassertiefen jedes Sees erfasst. Die Chromatiaceae wurden in vier Größenklassen eingeteilt (Abb. 31). Starke Unterschiede in Länge und Breite bei Chromatiaceaearten sind ebenfalls in einer Zusammenfassung physiologischer und ökologischer Daten durch BROCKS & SCHAEFFER (2008) dokumentiert. Die Größenklasse I (6,5 bis 32,5 µm) weist in beiden untersuchten Wassertiefen der Seen einen Anteil von 76 bis 89 % an der Gesamtzellzahl auf. Einzige Ausnahme bildet die untere Wassertiefe (9,25 m) im Dudinghausener See, wo nur 37 statt 80 Bakterien (weniger als 40 %) gezählt wurden. Die Größenklasse II (39 bis 65 µm) bildet in der Mehrzahl aller Wassertiefen den zweitgrößten Anteil an der Gesamtbakterienzahl mit  $\leq 22\%$ . Auch hier bildet die Wassertiefe von 9,25 m im Dudinghausener See eine Ausnahme, wo der Anteil der Klasse II mit mehr als 50 % bedeutend höher ist. In dieser Wassertiefe des Dudinghausener Sees tritt auch die Größenklasse III (71,5 bis 97,5 µm) um

10 % stärker in Erscheinung als in den anderen untersuchten Proben. Dort nimmt diese Klasse einen geringen Anteil an der Gesamtabundanz ein, was auch für die Größenklasse IV (104 bis 130  $\mu\text{m}$ ) feststellbar ist. Schwefelbakterien dieser maximalen Längenklasse konnten nur in der 8,61 m-Schicht vom Dudinghausener See mit einem äußerst geringen Anteil von 1 % detektiert werden. Mit Ausnahme vom Dudinghausener See kann zwischen beiden Wassertiefen der Seen kein Unterschied festgestellt werden.



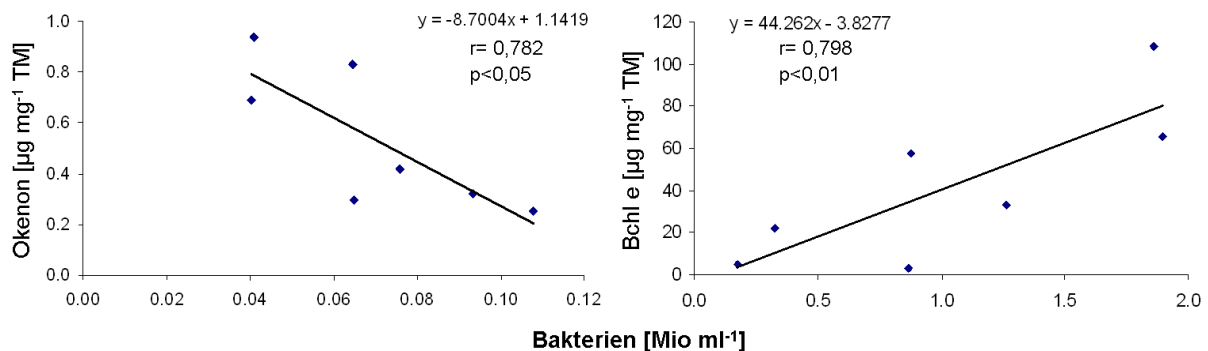
**Abb. 32:** Größenklassenverhältnisse von Chlorobiaceae (GSB532) in zwei Wassertiefen vom Dudinghausener See (DUD 26.8.2008; 8,61 m/9,25 m), Gültzsee (GÜL 9.9.2008; 9,61 m/10,25 m) und Dagowsee (DAG 5.8.2008; 6,66 m/7,30 m). Einteilung in Größenklassen I – 6,5  $\mu\text{m}$ ; II – 9,75  $\mu\text{m}$ ; III – 13  $\mu\text{m}$ ; IV – 16,3  $\mu\text{m}$ ; V – 19,5  $\mu\text{m}$ ; VI – 22,8  $\mu\text{m}$ ; VII – 26  $\mu\text{m}$ .

Die maximale Länge von 26  $\mu\text{m}$  der Chlorobiaceae übersteigt hingegen nicht die kleinste Größenklasse der Chromatiaceae. Innerhalb der Zellzählung dieser Familie wurde sich aufgrund geringer Längenunterschiede für eine Einteilung in sieben Größenklassen entschieden (Abb. 32). Die dominante Zellgrößenklasse in allen untersuchten Wassertiefen der Seen bildet mit Ausnahme der unteren Horizonte vom Dudinghausener See und Gültzsee die Klasse III (9,76-13  $\mu\text{m}$ ) mit 35 bis 60 %. Im Vergleich beider Wassertiefen jedes Sees zeigt sich eine Abnahme dieser Größenklasse mit zunehmender Tiefe. Die Größenklasse V (16,4-19,5  $\mu\text{m}$ ) bildet die zweitgrößte Klasse. Im Dudinghausener See umfasst sie im oberen Horizont noch 25 %, erreicht bei 9,25 m jedoch 40 % und bildet somit die dominante Gruppe. Im Gültzsee als auch Dagowsee wird ebenfalls ein vermehrtes Vorkommen in den unteren Horizonten offensichtlich. Die restlichen Größenklassen weisen  $\leq 20$  % auf. Zellen der Klasse I (<6,5  $\mu\text{m}$ ) konnten in den oberen Wassertiefen vom Dudinghausener See und Gültzsee als auch im unteren Horizont vom Dagowsee gezählt werden. Die nächste Größenklasse II (6,6-9,75  $\mu\text{m}$ ) bildet bei allen untersuchten Proben einen Anteil



von 5 bis 20 %. Eine hohe Variation an Zelllängen zeigt sich im Dudinghausener See sowie im Gültzsee, wo innerhalb der oberen Wasserschicht alle sieben Größenklassen vorzufinden waren. In diesen oberen Wasserschichten stellte die Größenklasse VII (22,9-26 µm) mit 15 % den zweitgrößten Anteil dar.

Anhand der vertikalen Verteilung der Bakterienabundanz konnte bereits eine Übereinstimmung zu dem in Kapitel 5.1 gewählten Modelltyp jedes Sees nach VILA et al. (1998) in Bezug auf die Leitpigmente (Okenon, Bchl d und e) der Mikroben gefunden werden. Eine Zunahme des Pigmentgehaltes mit steigender Bakterienabundanz konnte nicht bestätigt werden (Abb. 33). Im Verhältnis von Abundanz der Chromatiaceae (CHR986) und dem Leitpigment Okenon zeigt sich eine negative Korrelation ( $r = 0,782$ ) bei einem Signifikanzniveau von 5 %. Mit zunehmender Bakterienzahl sinkt demnach der Pigmentanteil. Im Verhältnis von Zellzahl der Chlorobiaceae und deren Leitpigment Bchl e zeigt sich hingegen eine positive Korrelation ( $r = 0,798$ ) der Werte mit einem Signifikanzniveau von 1 %. Möglicherweise ist der Pigmentgehalt auch abhängig zur Größenklasse. Quantitative Unterschiede in der Pigmentausrüstung von Bacteriochlorophyll-Komplexen zwischen phototrophen Bakterienarten sind bekannt (OELZE 1985). Untersuchungen durch SMITH et al. (2014) zeigten, dass die Konzentration an Okenon zwischen den Chromatiaceae-Arten variiert und zudem von Wachstumsbedingungen abhängt. Unterschiede im Pigmentgehalt (Kapitel 5.1) zwischen Chlorobiaceae beschrieben VILA & ABELLA (2001). Die negative Korrelation beim Okenon liegt unter Umständen in der Zunahme kleiner Größenklassen begründet, welche vorwiegend in den Proben beider Wassertiefen nachgewiesen wurden (Abb. 31). Hingegen waren bei den Chlorobiaceae-Messungen hauptsächlich größere Vertreter zu erkennen (Abb. 32).



**Abb. 33:** Anteil der Bakterienpigmente Okenon (Chromatiaceae) und Bacteriochlorophyll e (Bchl e – Chlorobiaceae) im Verhältnis zur Bakterienabundanz bezogen auf die unterschiedlichen Wassertiefen vom Gültzsee (GÜL – 9.9.2008).

Am Beispiel vom Gültzsee lässt sich das Verhältnis zwischen Zellgröße, Pigmentkonzentration und Abundanz verdeutlichen. Die Okenonkonzentration der Chromatiaceae ist mit ca.  $0,7 \mu\text{g l}^{-1}$  in der oberen Wassertiefe (9,61 m) größer als im unteren Horizont bei 10,25 m mit rund  $0,4 \mu\text{g l}^{-1}$ . Die Bakterienabundanz beträgt in 9,61 m-Schicht aber nur  $0,04 \cdot 10^6$  Bakterien  $\text{ml}^{-1}$  ( $\text{SD}^* = 0,02$ ) gegenüber  $0,065 \cdot 10^6$  Bakterien  $\text{ml}^{-1}$  (10,25 m;  $\text{SD}^* = 0,03$ ). Demnach sind weniger Bakterien im oberen Horizont als im Tieferen. In der

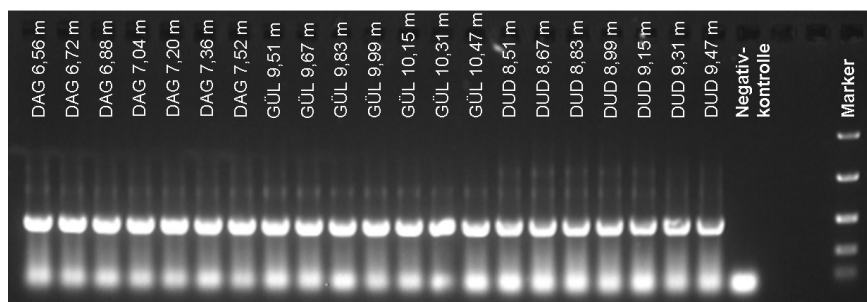
oberen Wasserschicht konnte jedoch die Größenklasse III der Chromatiaceae nachgewiesen werden, welche im Verhältnis zur Zellgröße I und II durchaus einen höheren Pigmentanteil aufweisen könnte. Demzufolge wäre es erklärbar, dass der Okenonanteil in der oberen Wassertiefe trotz geringerer Bakterienabundanz, aber angesichts des Gesamtzellvolumens der Bakterien, höher ist als im unteren Horizont. Beim Bchl *e* der Chlorobiaceae im Gültzsee wurde die höchste Konzentration von  $58 \mu\text{g l}^{-1}$  in der unteren Schicht 10,25 m gemessen. In 9,61 m wurden nur rund  $22 \mu\text{g l}^{-1}$  Bchl *e* bestimmt. In der Bakterienabundanz besteht ebenfalls ein deutlicher Unterschied von  $0,32 \cdot 10^6$  Bakterien  $\text{ml}^{-1}$  (9,61 m;  $\text{SD}^* = 0,01$ ) zu  $1,26 \cdot 10^6$  Bakterien  $\text{ml}^{-1}$  (10,25 m;  $\text{SD}^* = 0,34$ ). Die obere Wassertiefe weist deutlich weniger Zellen als der tiefere Horizont auf. Die Bakterienzahlen unterscheiden sich um das Vierfache, während der Pigmentanteil etwas weniger als um die Hälfte differiert. Infolge der Größenklasse wird das unterschiedliche Abundanz-Pigment-Verhältnis anscheinend kompensiert. In der oberen Wasserschicht konnten alle Größenklassen detektiert werden. Die Größenklasse VII war dabei mit 15 % vertreten. In der Wasserschicht 10,25 m konnte die Größenklasse VII nicht detektiert werden. Der größte Vertreter gehörte zur Größenklasse VI (19,6-22,8  $\mu\text{m}$ ), welche jedoch nur 5 % der Gesamtzellzahl ausmachte. Der geringe Unterschied im Bchl *e*-Verhältnis zwischen beiden Wassertiefen kann somit auf dem Vorkommen größerer Zellformen in der oberen Wassertiefe basieren. Aus den vorliegenden Ergebnissen kann kein Zusammenhang zwischen Abundanz und Pigmentkonzentration getroffen werden. Die Ergebnisse lassen die Hypothese aufstellen, dass die Größenklassen und somit die Zellgrößen auch einen Einfluss auf den Pigmentgehalt haben.

### 5.3.2 PCR, DGGE und Sequenzierung

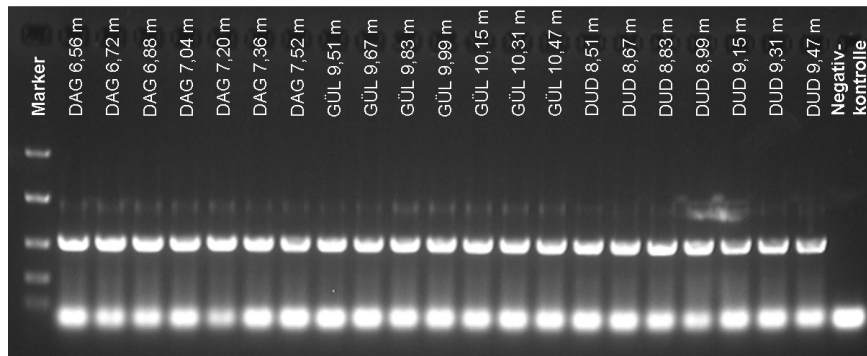
#### 5.3.2.1 Polymerase Chain Reaction (PCR)

Mittels der in Kapitel 4.3.4.2 beschriebenen Primer wurde eine PCR für die Chromatiaceae als auch Chlorobiaceae durchgeführt, die eine distinkte Bande mit der richtigen Länge zeigte (Abb. 34 und 35).

Mit dieser Methode konnten Chromatiaceae und Chlorobiaceae in allen drei Seen und in allen untersuchten Wasserschichten nachgewiesen werden. Die Intensität der Banden verdeutlicht zudem eine ausreichende Menge an amplifizierter Bakterien-DNA für nachfolgende Untersuchungen.



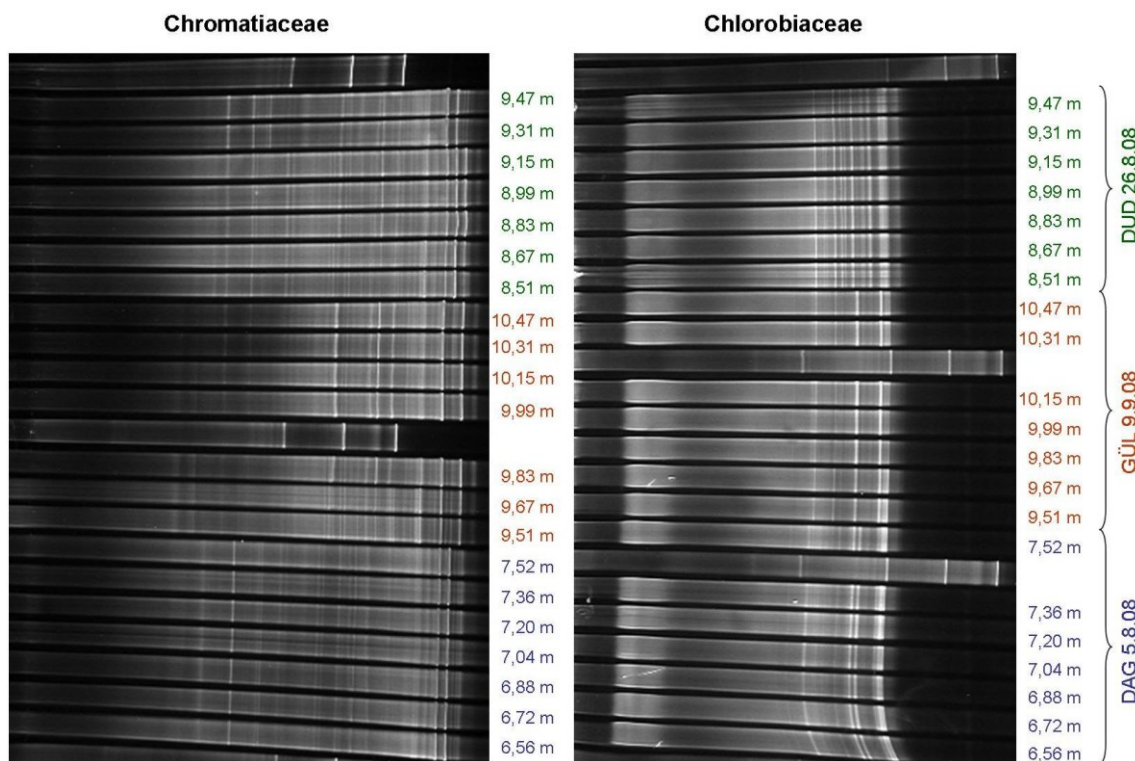
**Abb. 34:** PCR-Produkte der Chromatiaceae von Schöpferproben aus Dagowsee (DAG – 05.08.2008), Gültzsee (GÜL – 09.09.2008) und Dudinghausener See (DUD – 26.08.2008).



**Abb. 35:** PCR-Produkte der Chlorobiaceae von Schöpferproben aus Dagowsee (DAG – 05.08.2008), Gültzsee (GÜL – 09.09.2008) und Dudinghausener See (DUD – 26.08.2008).

### 5.3.2.2 Denaturierende Gradienten Gelelektrophorese (DGGE)

Die Bandenmuster der durchgeführten DGGEs (Abb. 36) dokumentieren Gemeinsamkeiten als auch Unterschiede in der Populationsstruktur der drei Seen. Dabei lassen sich Differenzen im Bandenmuster nicht nur zwischen den Seen aufzeigen, sondern auch für jeden See zwischen den Tiefenhorizonten. Beispielsweise zeigt sich bei den Chromatiaceae im Dudinghausener See, dass die längste Bande (Abb. 36 – letzte sichtbare Bande am rechten äußeren Rand im linken Bild) im Gel nicht durchgängig in allen Wassertiefen in Erscheinung tritt. Demnach ist dieser Phylotyp in der oberen Bakterienschicht von 8,51 bis 9,15 m vorhanden, während er in den beiden unteren Tiefen nur noch mit sehr geringer Intensität auftritt.

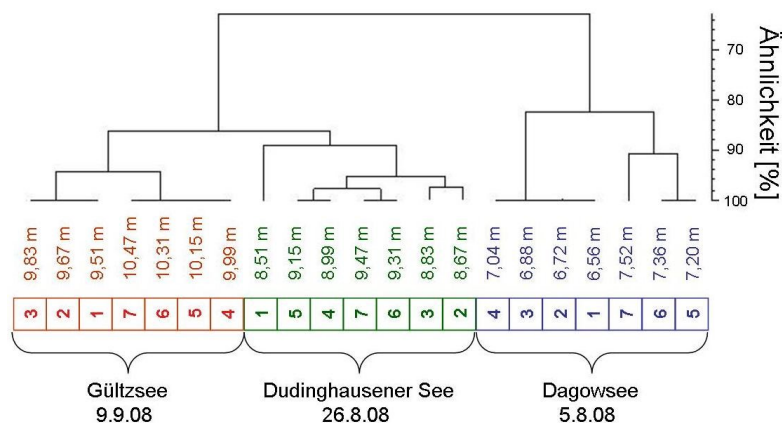


**Abb. 36:** DGGE der Chromatiaceae und Chlorobiaceae unterschiedlicher Wassertiefen aus der Bakterienschicht vom Dudinghausener See (DUD – 26.08.2008), Gültzsee (GÜL – 09.09.2008) und Dagowsee (DAG – 05.08.2008). Laufrichtung des Gels von links nach rechts.

Ein optischer Vergleich der Bandenmuster beider DGGEs ermöglicht nur eine erste Einschätzung der Populationsähnlichkeiten zwischen den einzelnen Proben. Für eine fundierte Aussage wurde eine Clusteranalyse (GelCompare II, Version 5.5) mit Hilfe von Ähnlichkeitsmatrizen (beruhend auf dem Dice-Algorithmus) durchgeführt.

### 5.3.2.2.1 DGGE-Ergebnisse der Chromatiaceae

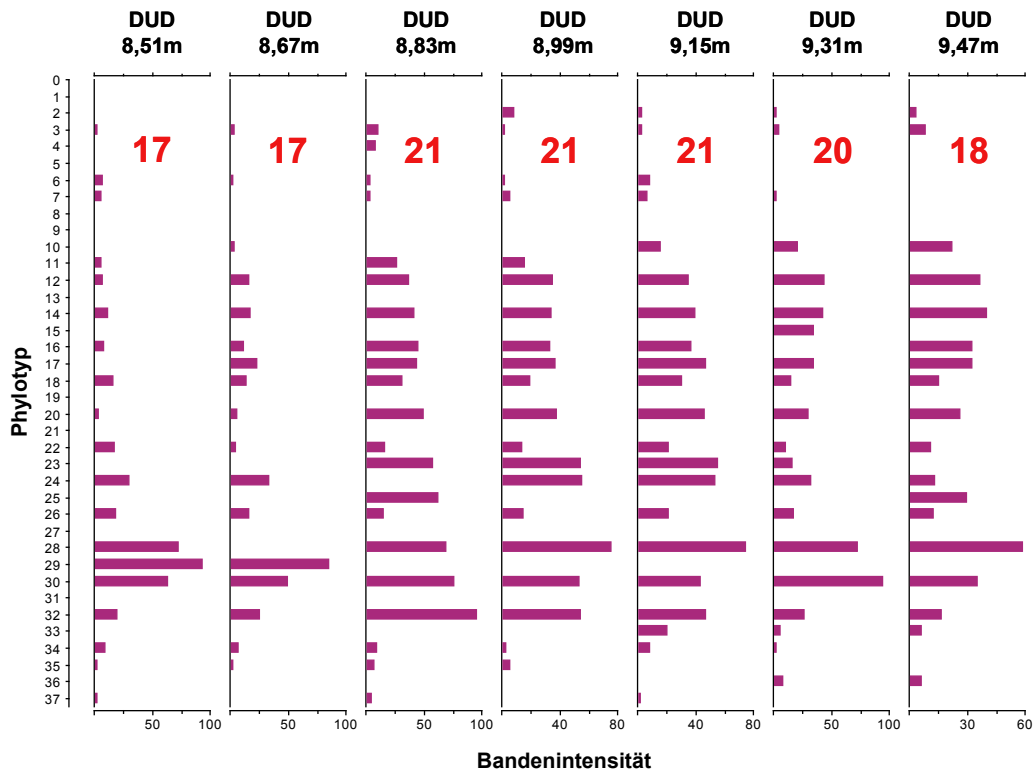
Im Vergleich der Seen miteinander wird offensichtlich, dass zwischen dem Dagowsee und den beiden anderen Seen eine Ähnlichkeit von 63 % anhand der Chromatiaceae besteht (Abb. 37). Zwischen dem Gültzsee und dem Dudinghausener See hingegen liegt die Ähnlichkeit bei ca. 88 %. Demnach sind sich diese beiden Seen in ihrer Populationsstruktur wesentlich ähnlicher. In beiden Seen sind geringe Unterschiede zwischen den Phylotypen feststellbar. Dagegen beinhaltet das Bandenmuster vom Dagowsee teilweise neue Phylotypen, wohingegen andere Phylotypen fehlen. Die Intensitäten der DGGE-Banden wurden bei dieser statistischen Analyse nicht berücksichtigt, um die Ergebnisse durch die unterschiedlichen Amplifikationseffizienzen nicht zu beeinflussen.



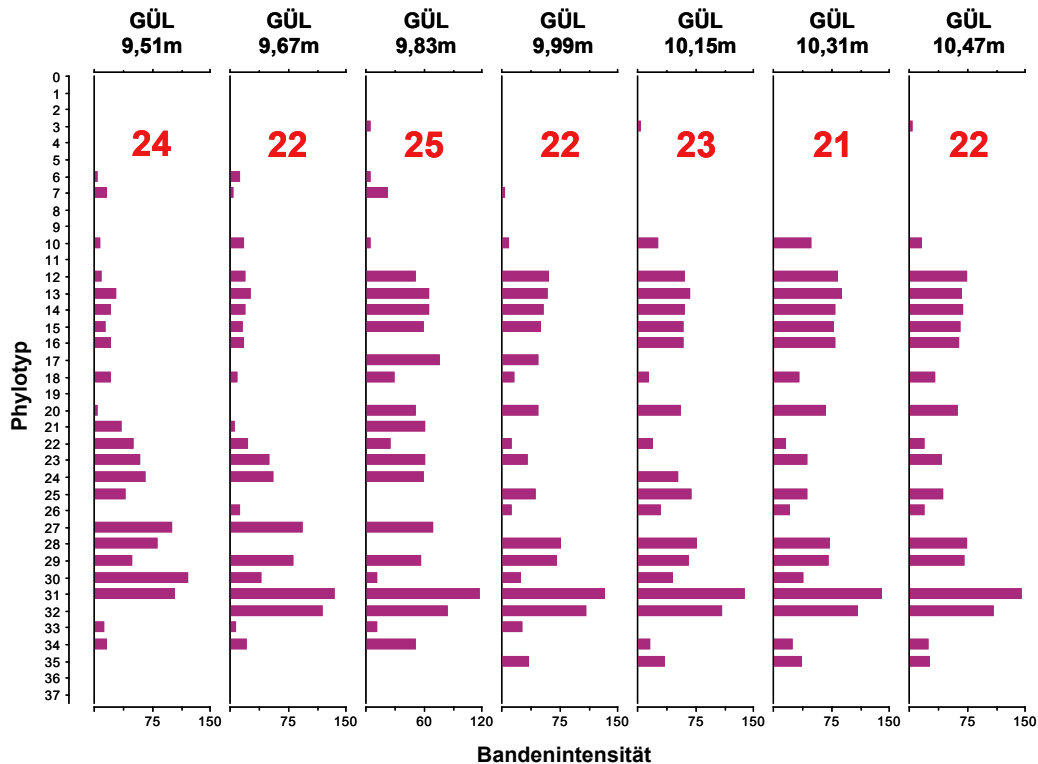
**Abb. 37:** Clusteranalyse der Chromatiaceae in unterschiedlichen Wassertiefen (Proben im Wassers schöpfer) vom Gültzsee (GÜL – 09.09.2008), Dudinghausener See (DUD – 26.08.2008) und Dagowsee (DAG – 05.08.2008).

Neben dem Seenvergleich erfolgte auch die Betrachtung der einzelnen Wassertiefen innerhalb jedes Sees. Im Gültzsee zeigen die Horizonte ein relativ ähnliches Muster. Zum Zeitpunkt der Probennahme wurden zwei Bereiche in der Wassertiefe mit einer Ähnlichkeit von 96 % eingeschätzt. Die obere Bakterienschicht reicht von 9,51 bis 9,83 m, während die darunterliegende Schicht den Bereich von 9,99-10,47 m umfasst. Demzufolge sind die Wasserschichten im Gültzsee hinsichtlich ihrer phylogenetischen Zusammensetzung sehr homogen. Für den Dudinghausener See hingegen bildeten sich drei Cluster aus. Der oberste Tiefenhorizont bei 8,51 m zeigt eine Ähnlichkeit von 89 % zu den anderen Tiefen, welche im Bandenmuster eine stärkere Ähnlichkeit von 96 und 98 % aufweisen. Im Dagowsee trennt sich die obere Bakterienschicht (6,56-7,04 m) sehr deutlich von den unteren Horizonten (7,20-7,52 m) mit ca. 82 %. Dies weist auf unterschiedliche Populationen in den ver-

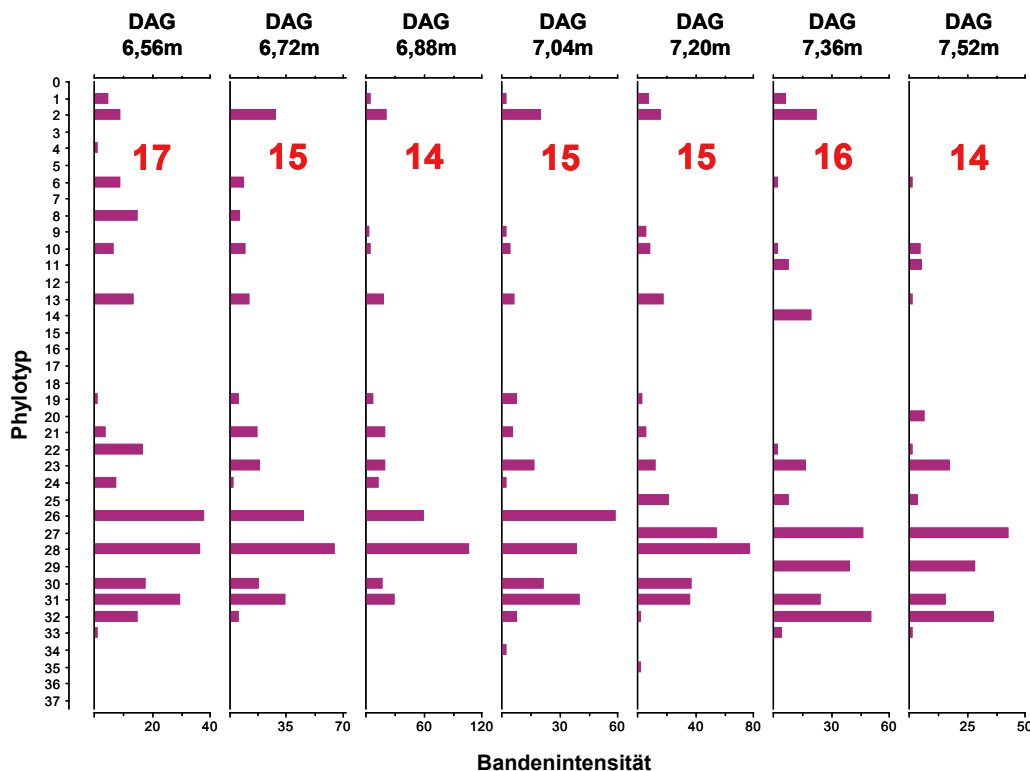
schiedenen Tiefen hin. Innerhalb der unteren Zone unterscheidet sich die letzte Tiefe von 7,52 m nochmals mit 91 % Ähnlichkeit zu den beiden vorletzten Stufen.



**Abb. 38:** Chromatiaceae (Zahl an Phylotypen und deren Bandenintensität) diverser Wassertiefen aus dem Dudinghausener See (DUD – 26.08.2008). Anzahl der Banden in rot dargestellt.



**Abb. 39:** Chromatiaceae (Zahl an Phylotypen und deren Bandenintensität) diverser Wassertiefen aus dem Gültzsee (GÜL – 09.09.2008). Anzahl der Banden in rot dargestellt.



**Abb. 40:** Chromatiaceae (Zahl an Phylotypen und deren Bandenintensität) diverser Wassertiefen aus dem Dagowsee (DAG – 05.08.2008). Anzahl der Banden in rot dargestellt.

Die Clusteranalyse offenbart zwar die prinzipielle Ähnlichkeit zwischen den untersuchten Seen und Wasserschichten hinsichtlich der An- und Abwesenheit von Banden, gibt aber keine Rückschlüsse zu den vorhandenen Phylotypen und deren Bandenstärke. Um dieser Frage nachzugehen, ob die Ergebnisse dieses Muster bestätigen, wurden die Phylotypen semi-quantitativ ausgewertet. Die Abbildungen 38 bis 40 enthalten die Phylotypen der Chromatiaceae (Banden) und deren einheitslose Bandenintensität (FERRIS & WARD 1997) aller untersuchten Wassertiefen der drei Seen. Die Gesamtanzahl der nachgewiesenen Phylotypen der Chromatiaceae beläuft sich auf 37 und ist für jede Tiefe im oberen Teil der Grafik festgehalten.

Deutlich wird, dass in keinem See alle 37 Phylotypen detektiert werden konnten. Dies dokumentiert, dass die Phylotypen sehr unterschiedlich sind. Der Gültzsee weist mit 31 von 37 nachgewiesenen Phylotypen die größte Diversität auf. Im Dudinghausener See waren dagegen insgesamt 28 und im Dagowsee 27 Phylotypen nachweisbar. Beim Gültzsee und Dagowsee variiert zumeist die Anzahl an Phylotypen von einer zur nächsten Wassertiefe in Zu- und Abnahme. Beim Dudinghausener See steigt sie zunächst von 17 (8,51 m) auf 21 (9,15 m) und sinkt auf 18 Phylotypen. Die Anzahl an Phylotypen kann ins Verhältnis zur Zellzählung der CARD-FISH-Analyse (Kapitel 5.3.1) gesetzt werden. Im Dudinghausener See lag die maximale Zellzahl ebenfalls im mittleren Bereich der untersuchten Tiefen. Für den Gültzsee lagen die maximalen Zellzahlen in der ersten und dritten Wassertiefe von oben, welche auch die höchste Anzahl an Phylotypen aufweist.

Nicht nur die Gesamtanzahl der Phylotypen ändert sich im Tiefengradienten der Seen, sondern es treten auch Wechsel in den Phylotypenbanden auf. Im Dudinghausener See sind die Phylotypen 6, 11, 29, 35 und 37 nur in den oberen Horizonten der untersuchten Wassersäule nachzuweisen, während die Phylotypen 2, 33 und 36 erst in den unteren Schichten in Erscheinung treten. Einige Phylotypen (4, 15 und 25) waren lediglich in einer bzw. zwei Wassertiefen vorzufinden. Im Gültzsee wurde die obere Schicht durch die Phylotypen 6, 21, 27 und 33 geprägt, während die Phylotypen 3, 35 sowie 37 nur innerhalb der unteren Horizonte vorkamen. Vereinzelt traten die Phylotypen 4, 5, 17 und 36 auf. Im Dagowsee beschränkten sich die Phylotypen 8, 24 und 26 auf die oberen Tiefen und andere Phylotypen (11, 14, 20, 25, 27, 29) auf untere Wasserschichten. Hier war die Anzahl an selten nachweisbaren Phylotypen (4, 8, 9, 11, 14, 20, 22, 29, 33, 34, 35) höher.

Innerhalb der gesamten untersuchten Mikrobenschicht wurden im Dudinghausener See 14 Phylotypen (3, 12, 14, 16, 17, 18, 20, 22, 24, 26, 28, 30, 32, 34) und im Gültzsee sogar 16 Phylotypen (7, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 20, 22, 23, 29, 30, 31, 32, 34) erfasst. Dabei sind bereits neun Übereinstimmungen innerhalb dieser Phylotypen zu erkennen, welche letztlich den geringen Unterschied von 12 % zwischen dem Dudinghausener See und Gültzsee erklären. Im Gegensatz zu den beiden anderen Seen sind nur acht Phylotypen in der gesamten untersuchten Wassersäule vom Dagowsee nahezu durchgehend vorhanden. Dies sind die Phylotypen 1, 2, 6, 10, 13, 23, 31 und 32. Lediglich der Phylotyp 32 zeigte auch eine DGGE-Bande in den Proben der anderen beiden Seen.

Das Fehlen von Phylotypen hat ebenfalls Auswirkungen auf die Ähnlichkeit zwischen den Seen und Wasserschichten. Dabei können Unterschiede (Fehlen verschiedener Phylotypen) und Gemeinsamkeiten (Fehlen gleicher Phylotypen) die Ähnlichkeitsanalyse beeinflussen. Im Dudinghausener See konnten neun Phylotypen (1, 5, 8, 9, 13, 19, 21, 27, 31) nicht nachgewiesen werden. Im Gültzsee waren es nur sechs Phylotypen (1, 2, 8, 9, 11, 19). Dabei fallen im Gültzsee die Parallelen zum Dudinghausener See auf, wo ebenfalls die Phylotypen 1, 8, 9 sowie 19 nicht nachweisbar waren. Der Phylotyp 27 zeigt eindeutige Differenzen zwischen diesen beiden Seen auf, da er im Dudinghausener See gänzlich fehlt, während er im Gültzsee mit einer hohen Bandenintensität um die 101 bis 70 (9,51-9,83 m) in den oberen Tiefen hervorsteht. Im Dagowsee war er hingegen erst in den unteren Schichten vertreten. In diesem See fehlen zehn Phylotypen (3, 5, 7, 12, 15, 16, 17, 18, 36, 37). Mit Ausnahme vom Phylotyp 5, welcher nur im Gültzsee nachweisbar war, fehlen die anderen neun Phylotypen nur im Dagowsee. Dies kann als eine entscheidende Ursache für die geringe Ähnlichkeit zu den beiden anderen Seen angesehen werden. Maßgeblich sind vor allem das Fehlen der Phylotypen 15 bis 18. Diese vier Phylotypen waren durchgängig sowohl im Dudinghausener See als auch Gültzsee vertreten. Der Phylotyp 20, welcher ebenfalls in den beiden letztgenannten Seen in der gesamten untersuchten Wasserschicht präsent war, zeigt sich im Dagowsee nur bei 7,52 m Tiefe. Der Phylotyp 8 konnte dagegen nur im Dagowsee nachgewiesen werden, wenn auch lediglich in den oberen Horizonten. Eine Gemeinsamkeit zwischen dem Dudinghausener See und dem Dagowsee ist der Phylotyp 11, welcher im



Gültzsee nicht detektierbar war. Dagegen waren die Phylotypen 13 und 31 nur im Gültzsee und Dagowsee, aber nicht im Dudinghausener See amplifizierbar.

Die Bandenintensität der Phylotypen beeinflusst ebenfalls die Ähnlichkeit zwischen den Seen, aber sie lässt auch bedingt Schlussfolgerungen zur Biomasse des Phylotyps zu (MUYLAERT et al. 2002). Die Intensitäten werden durch das Auftragen unterschiedlicher Mengen an PCR-Produkten beeinflusst, welche bereits in sich eine ungleiche Verteilung besitzen. Im Dagowsee scheint die Bandenstärke weitaus geringer zu sein als in den beiden anderen Seen. So dominieren die Phylotypen 26 und 28 die Populationsgemeinschaft, wobei der Höchstwert der Intensität rund 78 nicht übersteigt. Die Bandenintensität sinkt mit zunehmender Tiefe. Eine Abnahme der Intensität dieses Phylotyps ist ebenfalls im Dudinghausener See aufzeigbar, wo sich die Phylotypen 28, 29, 30 und 32 mit einer hohen Dominanz präsentieren. Deren Bandenintensität liegt über ca. 70, wobei sich der Höchstwert bei einer Intensität von rund 97 befindet. Der Gültzsee zeigt die höchste Bandenintensität im Phylotyp 31 mit ca. 150. Weitere dominante Phylotypen sind 13, 27, 28 und 32.

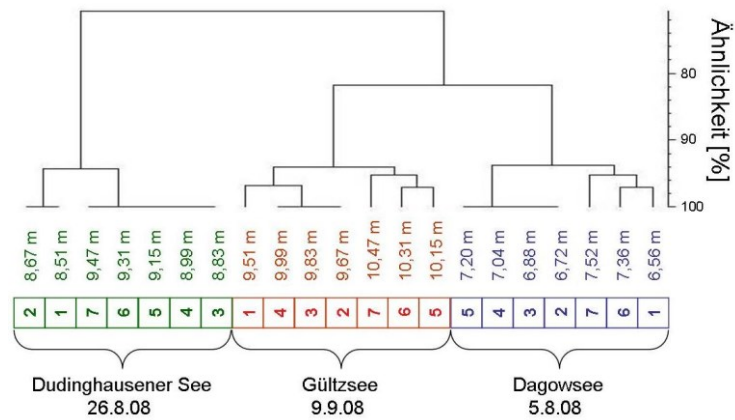
Anhand dieser Analyse wird ersichtlich, dass der Gültzsee durch die hohe Gesamtanzahl an Phylotypen geprägt ist und folglich die höchste Diversität an Phylotypen aufweist. Die hohe Bandenintensität zahlreicher Phylotypen über die gesamte untersuchte Wasserschicht ist ebenfalls auffallend. Dabei besteht eine größere Ähnlichkeit der Gemeinschaft zum Dudinghausener See als zum Dagowsee, welcher durch das Fehlen dominanter Phylotypen sowie dem Vorhandensein von Phylotypen in hoher Intensität stärker abweicht. Neben der geringen maximalen Tiefe vom Dagowsee kann auch die frühere Probennahme Anfang August (saisonale Schwankungen) einen stärkeren Einfluss auf das DGGE-Bandenmuster erlangt haben.

#### **5.3.2.2.2 DGGE-Ergebnisse der Chlorobiaceae**

Eine Clusteranalyse wurde ebenfalls für die Chlorobiaceae durchgeführt (Abb. 41). Während sich der Gültzsee und Dudinghausener See im Vorkommen der Chromatiaceae stärker ähneln, besteht für die Chlorobiaceae eine höhere Ähnlichkeit von 82 % zwischen Gültzsee und Dagowsee. Dagegen weist der Dudinghausener See lediglich eine 70 %ige Übereinstimmung zu den beiden anderen Seen auf. Im DGGE-Bild der Chlorobiaceae (Abb. 36) ist das Bandenmuster der Proben vom Dudinghausener See wesentlich strukturierter und durch zusätzliche Phylotypen geprägt. Innerhalb der Mikrobenschicht jedes Sees stellen sich wenige Cluster sowie hohe Ähnlichkeiten über 94 % ein. Im Dudinghausener See ist eine obere Bakteriensicht (8,51-8,67 m) und eine untere Bakteriensicht (8,83-9,47 m) erkennbar, welche zu 94 % zueinander ähnlich sind und somit nur geringe Diversitäten zwischen den Phylotypen aufzeigen. Beim Gültzsee bestehen wie im Dudinghausener See zwei Bakterien-schichten zum Zeitpunkt der Probennahme. Die obere Zone erstreckt sich von 9,51 bis 9,99 m und die untere Zone von 10,15 bis 10,47 m. Auch diese zeigen zueinander eine Ähnlichkeit von 94 %. Mit zunehmender Wassertiefe stellen sich in der unteren Bakteriensicht Veränderungen zwischen den Phylotypen ein, die wohlmöglich im weiteren Verlauf eine höhere Unähnlichkeit bedingen würden. Für den Dagowsee ist festzustellen, dass sich die

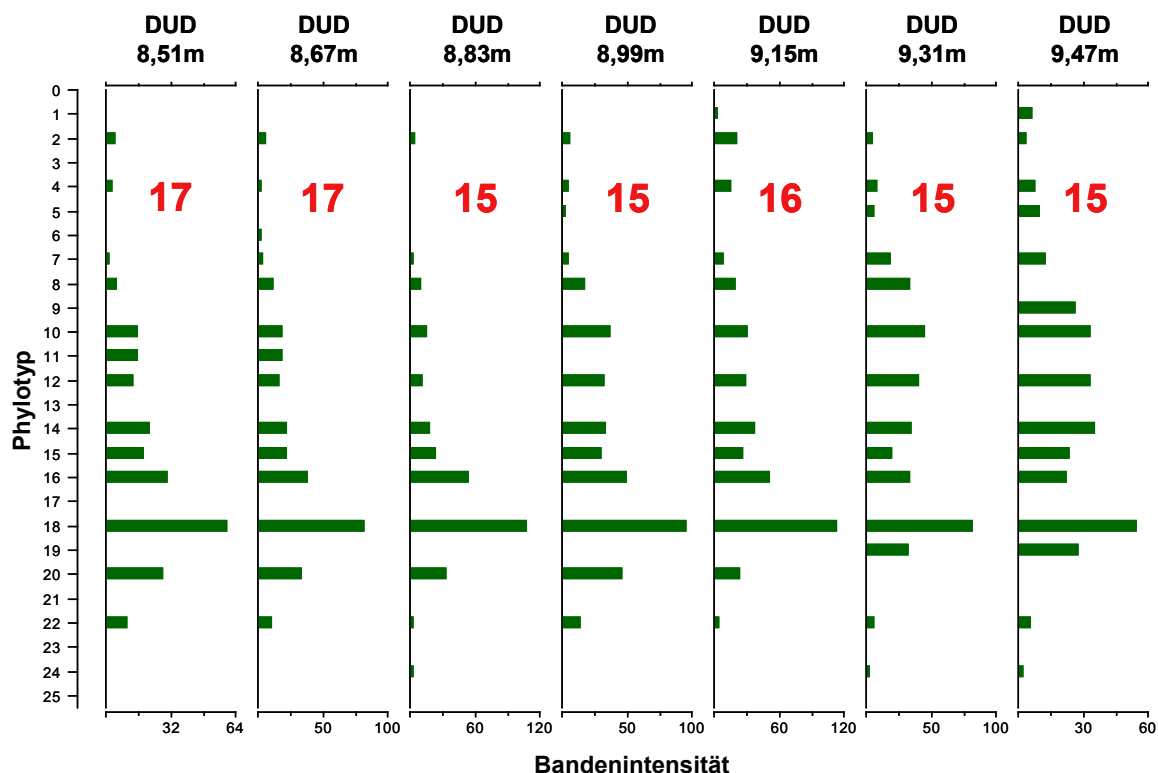


oberste Wassertiefe mit den beiden untersten Horizonten zu 95-97 % ähnelt. Im Bereich von 6,72 bis 7,20 m sinkt die Ähnlichkeit geringfügig auf 94 %.

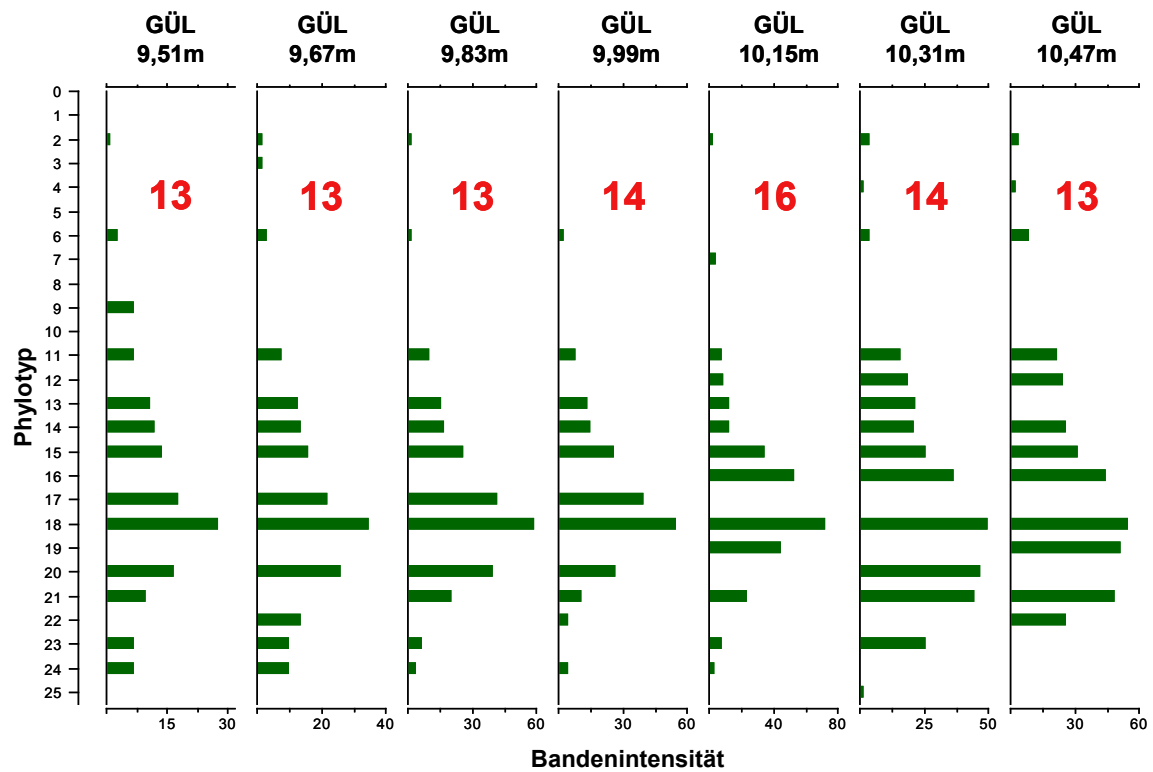


**Abb. 41:** Clusteranalyse der Chlorobiaceae in unterschiedlichen Wassertiefen (Proben im Wasserschöpfer) vom Dudinghausener See (DUD – 26.08.2008), Gültzsee (GÜL – 09.09.2008) und Dagowsee (DAG – 05.08.2008).

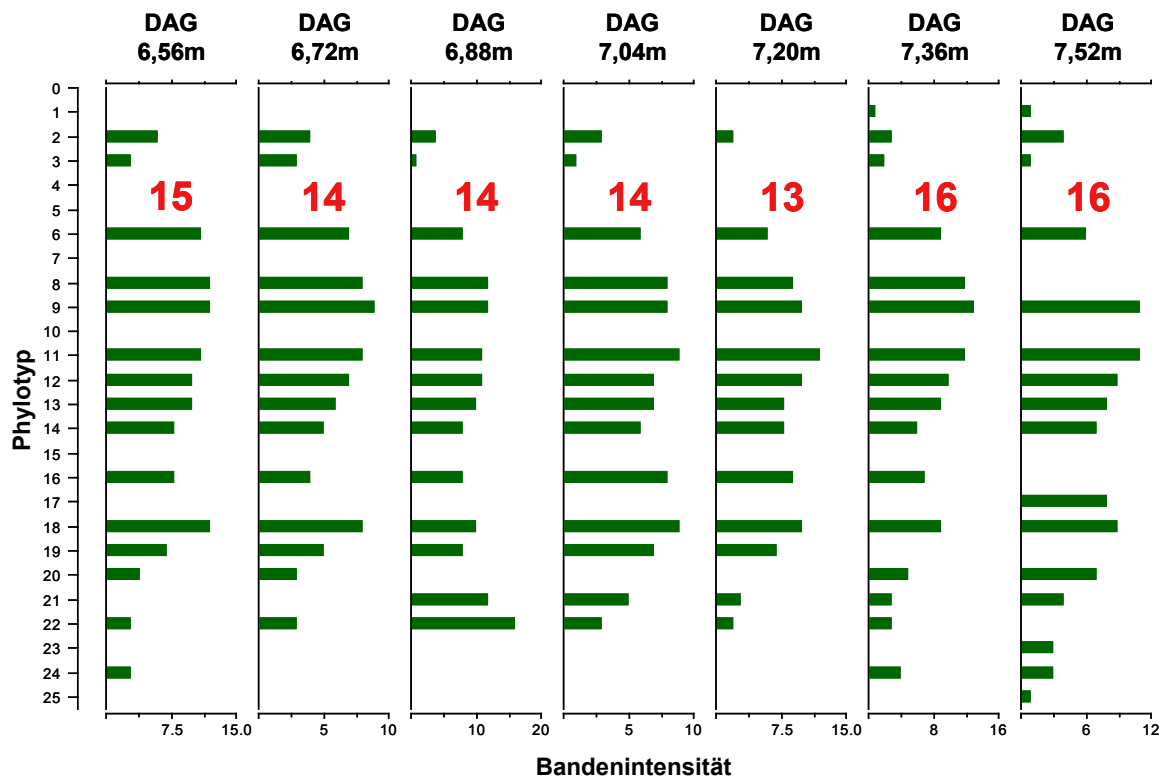
Zur Absicherung der Ähnlichkeitsanalysen wurden für die drei Seen ebenfalls die Bandenintensitäten aller Phylotypen in Prozent zum Standard dargestellt (Abb. 42 bis 44).



**Abb. 42:** Chlorobiaceae (Zahl an Phylotypen und deren Bandenintensität) diverser Wassertiefen aus dem Dudinghausener See (DUD). Anzahl der Banden in rot dargestellt.



**Abb. 43:** Chlorobiaceae (Zahl an Phylotypen und deren Bandenintensität) diverser Wassertiefen aus dem Gültzsee (GÜL). Anzahl der Banden in rot dargestellt.



**Abb. 44:** Chlorobiaceae (Zahl an Phylotypen und deren Bandenintensität) diverser Wassertiefen aus dem Dagowsee (DAG). Anzahl der Banden in rot dargestellt.

Die Gesamtanzahl an Phylotypen (Banden) ist geringer als bei den Chromatiaceae. Sie beläuft sich für die Chlorobiaceae auf insgesamt 25. Die höchste Gesamtanzahl an Phylotypen innerhalb der Wassertiefen weist der Dudinghausener See mit 17 Banden auf (Abb. 42). In der obersten Wasserschicht von 8,51 m konnten 17 Phylotypen detektiert werden. Mit zunehmender Tiefe sinkt die Anzahl auf 15 Phylotypen (9,47 m). Im Gültzsee zeigt die Gesamtanzahl an Phylotypen einen kurzzeitigen Anstieg von 13 Phylotypen der oberen Wasserschichten auf 16 Phylotypen bei 10,15 m. Die Anzahl sinkt bis 10,47 m erneut auf 13. Die Anzahl an Phylotypen pro Wassertiefe ist geringer als beim Dudinghausener See. Ähnlich ist es beim Dagowsee. Die Gesamtanzahl sinkt von 15 (6,56 m) über 14 (6,72-7,04 m) auf 13 (7,20 m). Innerhalb der beiden unteren Wasserschichten treten bereits vorhandene oder neue Phylotypen in Erscheinung, so dass die Gesamtanzahl bis 7,52 m wieder auf 16 Phylotypen ansteigt. Eine direkte Übereinstimmung mit den Abundanzen der Bakterien, wie vorab bei den Chromatiaceae, ist nur für den Gültzsee zu vermuten, wo die maximalen Werte in den mittleren Tiefen lagen. Trotz der geringeren Anzahl an Phylotypen pro Wassertiefe im Gültzsee und Dagowsee zeigt sich hinsichtlich der Gesamtanzahl von möglichen 25 nachgewiesenen Phylotypen keine geringere Anzahl. Im Gültzsee konnten insgesamt 21 Phylotypen von 25 detektiert werden und im Dudinghausener See sowie Dagowsee 20 Phylotypen. Unterschiede in der Populationsdiversität zwischen den Seen sowie innerhalb eines Sees werden auch für die Chlorobiaceae offensichtlich.

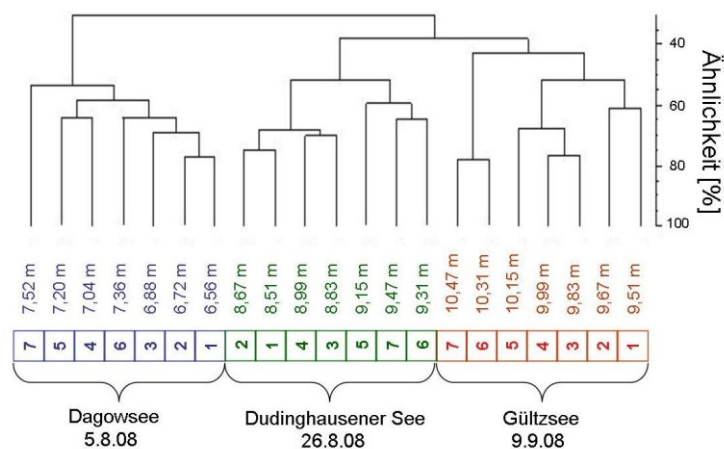
In allen Horizonten vom Dudinghausener See waren elf Phylotypen (2, 4, 5, 7, 8, 10, 12, 14, 15, 16, 18) durchgängig vorhanden. Für die meisten Phylotypen konnte mit zunehmender Wassertiefe ein Anstieg in der Bandenintensität festgestellt werden, was hinsichtlich des geringeren Lichtbedarfs der Chlorobiaceae nicht untypisch ist (VAN GEMERDEN & MAS 1995, VILA & ABELLA 2001). Die höchste Bandenintensität zeigt der Phylotyp 18 mit rund 114 bei 9,15 m, welcher die Bakteriengemeinschaft offensichtlich dominiert. Im Gültzsee gehören die Phylotypen 2, 6, 11, 13, 14, 15, 18, 20, 21 und 23 zu den durchgängig zehn Phylotypen. Auffällig sind dabei die Phylotypen 13, 21 und 23, da diese im Dudinghausener See fehlen, aber im Gültzsee hohe Bandenintensitäten erreichen. Auch der Phylotyp 18 zeigt im Gültzsee die höchste Dominanz, jedoch mit einer Bandenintensität von nur ca. 73. Die Phylotypen 2, 3, 6, 8, 9, 11, 12, 13, 14, 16, 18, 19, 21 sowie 22 konnten dagegen in allen untersuchten Tiefen vom Dagowsee detektiert werden. Der Phylotyp 18 gehört auch im Dagowsee zu den dominierenden Phylotypen, jedoch beträgt die Bandenintensität nur etwa 12, was gegenüber 114 im Dudinghausener See und 73 im Gültzsee äußerst gering ausfällt. Die höchste Bandenintensität im Dagowsee zeigt der Phylotyp 22 mit rund 16.

Im Dudinghausener See fehlen die Phylotypen 3, 13, 17, 21 sowie 23, im Gültzsee die Typen 1, 5, 8 als auch 10 und im Dagowsee 4, 5, 7, 10 sowie 15. Die Übereinstimmung zwischen dem Gültzsee und Dagowsee ist aufgrund zweier gleicher fehlender Phylotypen größer.

Einen Hinweis auf eine vertikale Verteilung der Bakteriengemeinschaft im Dudinghausener See geben die Phylotypen 6 und 11 (6 geht nicht aus der Grafik hervor, da zu geringe Bandenintensität), welche lediglich in den oberen Tiefen vertreten waren, während die Phylotypen 1, 9 und 19 nur in den unteren Horizonten nachgewiesen wurden. Im Gültzsee

traten die Phylotypen 4, 12, 16 und 19 beispielsweise nur in den unteren Wassertiefen auf. Die ersten drei von diesen Phylotypen waren im Dudinghausener See dagegen durchgängig vorhanden. Die in den unteren Tiefen vom Dagowsee vorgefundenen Phylotypen 17 und 23 fehlen im Dudinghausener See. Der Phylotyp 1 dagegen ist im Gültzsee nicht detektierbar. Der Dudinghausener See hebt sich hinsichtlich Dominanz und Diversität der Phylotypen stärker von den beiden anderen Seen ab (Clusteranalyse). Als ursächlich hierfür kann angenommen werden, dass nur im Dudinghausener See die Phylotypen 5, 7 und 10 nachgewiesen wurden. Der Dagowsee zeichnet sich im Gegensatz zu den anderen beiden Seen durch den Phylotyp 3 aus. Für den Gültzsee konnte kein Phylotyp gefunden werden, der nicht auch in beiden anderen Seen anzutreffen ist.

Die auffallend geringe Bandenintensität aller Phylotypen im Dagowsee würde bei einer Clusteranalyse unter Einbezug der Bandenintensität starke Auswirkungen haben. Trotz der Umstrittenheit dieser semiquantitativen Auswertung unter Einbeziehung der Bandenintensität (MUYLAERT et al. 2002) erfolgte eine entsprechende Clusteranalyse im Zuge dieser Untersuchungen, um den Effekt zu verdeutlichen. Während für die Chromatiaceae keine große Änderung zu der Clusterung ohne Einbeziehung der Bandenintensität festgestellt werden konnte, zeigten sich am Beispiel der Chlorobiaceae jedoch größere Abweichungen (Abb. 45).



**Abb. 45:** Clusteranalyse der Chlorobiaceae (basierend auf der Bandenintensität) in unterschiedlichen Wassertiefen (Proben im Wassers schöpfer) vom Dagowsee (DAG – 05.08.2008), Dudinghausener See (DUD – 26.08.2008) und Gültzsee (GÜL – 09.09.2008).

Der Dagowsee hebt sich nach dieser Clusterung von dem Gültzsee und dem Dudinghausener See ab. Die Ähnlichkeit liegt unter 30 %. Die Ähnlichkeit zwischen den beiden anderen Seen liegt bei ca. 38 %. Demzufolge wären größere Unterschiede in der Populationsstruktur der Chlorobiaceae zwischen allen drei Seen vorhanden. Weiterhin kommen zudem größere Differenzen zwischen den Tiefenhorizonten eines Sees zum Vorschein. So zeigt sich im Dagowsee ein treppenartiges Muster. Der unterste Horizont (7,52 m) weist zu allen anderen Tiefen die geringste Ähnlichkeit von 53 % auf. Die beiden oberen Wassertiefen sind sich dagegen zu 77 % ähnlich. Mit zunehmender Wassertiefe von 6,88 m sinkt die Ähnlichkeit auf

70 %. Auffallend ist, dass die beiden folgenden Horizonte (7,04 m; 7,20 m) zwar zu 65 % ähnlich zueinander sind, aber im Hinblick auf die oberen Wasserschichten lediglich eine Ähnlichkeit von 58 % zeigen. Dagegen ähnelt die Bakteriengemeinschaft der darunterliegenden Wassertiefe von 7,36 m den oberen Schichten wieder stärker mit 65 %. Demnach besteht eine höhere Ähnlichkeit zwischen den Horizonten 7,04 und 7,20 m. Für den Dudinghausener See kann ein Unterschied zwischen einer oberen Bakterienschicht (8,51-8,99 m) und einer unteren Bakterienschicht (9,15-9,47 m) festgestellt werden, deren Ähnlichkeit bei rund 52 % liegt. Allerdings sind die beiden Bakterienschichten in sich ebenfalls unterschiedlich. Die obersten Wassertiefen sind sich zu 75 % und die beiden darunterliegenden Horizonte 8,83 m sowie 8,99 m zu 71 % ähnlich. Bedingt durch Differenzen sinkt die Ähnlichkeit gegeneinander auf 69 %. Die untere Bakterienzone vom Dudinghausener See zeigt deutlichere Variabilitäten zwischen den Tiefen auf. Bei 9,15 m ist zwar die klare Trennung mit 52 % zur oberen Bakterienzone offensichtlich, aber im Hinblick auf die beiden unteren Wasserschichten zeigt sich ebenfalls nur eine geringe Ähnlichkeit von 59 %, während sich die Horizonte 9,31 und 9,47 m zu 65 % ähnlich verhalten. Beim Gültzsee kann sogar von drei klar voneinander abgetrennten Bakterienschichten gesprochen werden. Die obere Zone erstreckt sich innerhalb der obersten beiden Wassertiefen, die sich zu 61 % ähneln. In der Mitte der untersuchten Wassersäule (9,83-10,15 m) befindet sich die zweite Bakterienschicht mit einer geringen Ähnlichkeit zur darüberliegenden Zone von 52 %. Innerhalb dieser mittleren Schicht ergeben sich Unterschiede zwischen der Tiefe 10,15 m und den beiden Horizonten oberhalb, deren Ähnlichkeit 77 % beträgt. Die Bakteriengemeinschaft von 10,15 m zeigt eine Ähnlichkeit von rund 10 % weniger. Die untersten Wassertiefen von 10,31 und 10,47 m verdeutlichen eine starke Veränderung in der Diversität bzw. Dominanz der Phylotypen, da zu beiden oberen Bakterienschichten lediglich eine Ähnlichkeit von 43 % besteht.

Die Einbeziehung der Bandenintensität in die Clusteranalyse beeinflusst maßgeblich die Ergebnisse für die Chlorobiaceae. Die Bandenintensität der Phylotypen ist im Dudinghausener See und Gültzsee entscheidend ähnlicher, obwohl zwischen diesen Seen größere Unterschiede in der Anzahl der Phylotypen bestehen. Infolge der geringen Bandenintensität der Phylotypen vom Dagowsee werden die Übereinstimmungen in der Phylotypenanzahl gewichtet, woraus sich insgesamt eine höhere Ähnlichkeit zwischen dem Dudinghausener See und dem Gültzsee ergibt.

#### **5.3.2.2.3 Vergleich und Zusammenfassung der DGGE-Ergebnisse**

Eine Gegenüberstellung der wesentlichen Ergebnisse zur Ähnlichkeitsanalyse zwischen den drei Seen ist in Tabelle 21 aufgelistet.

Die Bakteriengemeinschaft der Chromatiaceae zeigt eine stärkere Ähnlichkeit zwischen dem Dudinghausener See und dem Gültzsee. Die geringfügigen Unterschiede kristallisieren sich in der Gesamtzahl der Phylotypen als auch innerhalb der dominanten Phylotypen heraus. Im Hinblick auf die fehlenden Phylotypen zeigen sich viele Übereinstimmungen, welche die hohe Ähnlichkeit verdeutlichen. Die Bakteriengemeinschaft der Chromatiaceae im Dagowsee

ist deutlich anders zusammengesetzt. Allein durch den Vergleich der fehlenden Phylotypen ist zu erkennen, dass mit Ausnahme eines Phylotypens die restlichen neun nicht detektierbaren Phylotypen sowohl im Gültzsee als auch im Dudinghausener See in Erscheinung treten. Außerdem konnten vier der fehlenden Phylotypen beider Seen im Dagowsee nachgewiesen werden. Das sind allein schon 13 Unterschiede zwischen den Phylotypen. Eine Ähnlichkeit besteht daher nur zu 63 %.

**Tab. 21:** Parameter zur Ähnlichkeit der Chromatiaceae und Chlorobiaceae vom Dudinghausener See (DUD – 26.08.2008), Gültzsee (GÜL – 09.09.2008) und Dagowsee (DAG – 05.08.2008) – maximale Anzahl der Phylotypen; Phylotypenanzahl aus oberer, mittlerer und unterer Wassertiefe; dominante Phylotypen; fehlende Phylotypen; Phylotypen höchster Bandenintensität; Vergleich der Phylotypen höchster Bandenintensität eines Sees mit den Phylotypen der anderen Seen; Ähnlichkeit [%] zwischen den Seen.

	<b>Chromatiaceae</b>		
	<b>DUD</b>	<b>GÜL</b>	<b>DAG</b>
<b>Anzahl Phylotypen maximal</b>	28	32	27
Oben, Mitte, Unten	17-21-18	24-22-22	17-15-14
<b>Dominante Phylotypen</b>	28,29,30,32	13,27,28,31,32	26,28
<b>Fehlende Phylotypen</b>	1,5,8,9,13,19,21,27,31	1,2,8,9,11,19	3,5,7,12,15,16,17,18,36,37
<b>Phylotyp mit höchster Bandenintensität</b>	29 (94)	31 (146)	28 (78)
<b>Phylotypen im Vergleich</b>	28 (76) 31 fehlt	28 (83) 29 (82)	29 (40) 31 (41)
<b>Ähnlichkeit zu DUD [%]</b>	/	88	63
<b>Ähnlichkeit zu GÜL [%]</b>	88	/	63
<b>Ähnlichkeit zu DAG [%]</b>	63	63	/
	<b>Chlorobiaceae</b>		
<b>Anzahl Phylotypen maximal</b>	20	21	20
Oben, Mitte, Unten	17-15-15	13-14-13	15-14-16
<b>Dominante Phylotypen</b>	16,18,20	16,17,18,21	8,9,11,18,22
<b>Fehlende Phylotypen</b>	3,13,17,21,23	1,5,8,10	4,5,7,10,15
<b>Phylotyp mit höchster Bandenintensität</b>	18 (114)	18 (73)	22 (16)
<b>Phylotypen im Vergleich</b>	22 (15)	22 (26)	18 (12)
<b>Ähnlichkeit zu DUD [%]</b>	/	70	70
<b>Ähnlichkeit zu GÜL [%]</b>	70	/	82
<b>Ähnlichkeit zu DAG [%]</b>	70	82	/

Für die Bakteriengemeinschaft der Chlorobiaceae konnte zunächst eine größere Übereinstimmung zwischen dem Gültzsee und Dagowsee belegt werden. Im Dudinghausener See waren nicht nur alle fehlenden Phylotypen beider Seen vorzufinden, sondern auch die fünf nicht detektierbaren Phylotypen des Dudinghausener See verdeutlichen dies. Demzufolge erklärt sich die Ähnlichkeit von nur 70 % zu den beiden anderen Seen. Unter Einbezug der Bandenintensitäten ergibt sich jedoch eine größere Ähnlichkeit zwischen dem Gültzsee und dem Dudinghausener See, da die Bandenintensitäten vom Dagowsee insgesamt gering

ausfielen. Dies spiegelt sich zum Einen in der höchsten Bandenintensität wider, aber auch im Vergleich dieser Phylotypen von höchster Intensität.

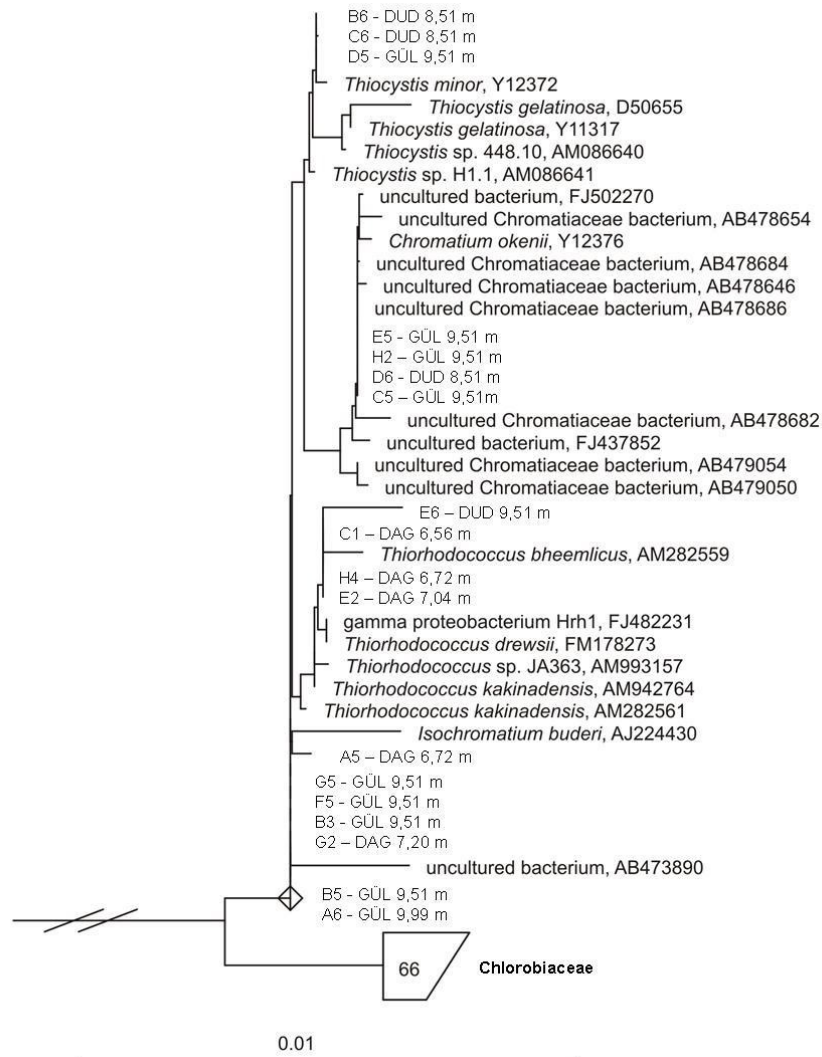
Die höchste Diversität innerhalb der Schwefelbakteriengemeinschaft besitzt der Gültzsee. Sowohl für die Chromatiaceae als auch Chlorobiaceae konnten die meisten Phylotypen detektiert werden. Unter der Betrachtung aller Ergebnisse zu beiden Familien ergibt sich eine höhere Ähnlichkeit zwischen dem Gültzsee und dem Dudinghausener See. Trotz der Differenzen bei den Chlorobiaceae besteht eine Ähnlichkeit von 70 %. Der Dagowsee hebt sich dagegen von den beiden anderen Seen stärker ab. Bei den Chromatiaceae beträgt die Ähnlichkeit nur 63 %. Als ausschlaggebender Grund für die Unterschiede innerhalb der Schwefelbakteriengemeinschaft sind in erster Linie die geringe maximale Tiefe aber auch die völlig anderen Lichtverhältnisse im Dagowsee anzusehen.

### 5.3.2.3 Sequenzierung – Phylogenie

Nach Auftrennung der DNA mittels DGGE ließen sich bereits Gemeinsamkeiten aber auch Unterschiede innerhalb der Populationsstruktur der drei Seen erkennen.

Mittels der Sequenzierung von einzeln ausgeschnittenen DGGE-Banden sollte eine Identifizierung auf Gattungs- bzw. Phylotypebene erfolgen. Dazu wurden jeweils 48 DNA-Banden der Chromatiaceae und der Chlorobiaceae ausgeschnitten und deren eluierte DNA nach einer Reamplifizierung sequenziert. Um zu überprüfen, ob die Banden gleicher Höhe zur gleichen Art bzw. Gattung gehören, wurden einige Banden gleicher Höhe aus unterschiedlichen Proben getestet. Die Untersuchung erzielte sowohl für die Chromatiaceae als auch für die Chlorobiaceae bei einigen sequenzierten Banden unsaubere Basenpaarbereiche. Diese Banden wurden aus den weiteren Untersuchungen ausgeschlossen und nicht mehr mit berücksichtigt. Die verbleibenden Sequenzen konnten unter Verwendung der Nucleotid-Datenbank (NCBI – <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) mit Sequenzen von Reinkulturen einer Gattung oder Gruppe von Organismen verglichen werden. Die Zuordnung der sequenzierten Banden ergibt sich aus der anschließenden Berechnung mit dem Maximum-Likelihood-Algorithmus, wonach die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Organismen anhand der DNA ins Verhältnis gesetzt werden.

Von 48 sequenzierten Banden der Chromatiaceae konnten nur 18 Sequenzen zugeordnet werden (Abb. 46). Für die Erstellung des phylogenetischen Baums wurden Sequenzen der Chlorobiaceae gegenübergestellt. Auf den ersten Blick sind Sequenzen einzelner Banden nahezu identisch und weisen demnach eine große Sequenzübereinstimmung auf. Sie werden als phylotypisch gleich angesehen. Jedoch implizieren fehlende Basen in den Sequenzen, welche nicht als Unterschied in die Wertung einfließen, diese vorhandene Übereinstimmung. Die bestehende Diversität, welche eindeutig die Ergebnisse der vorherigen DGGE-Analyse belegte, konnte infolge der unzureichenden Sequenzierung nicht erfasst werden.



**Abb. 46:** Phylogenetischer Baum basierend auf den Ergebnissen der partiellen 16S rDNA-Sequenzierung von DGGE-Banden der Chromatiaceae. Berechnung nach Maximum-Likelihood-Methode im Vergleich zur NCBI-Datenbank (Accessionsnummer zu jeder Sequenz). Die Chlorobiaceae dienen als Außengruppe. Der Maßstrich entspricht 1 Veränderung pro 100 Nucleotidpositionen.

Die Banden A6, B5, G5, F5, B3 und G2 konnten keinen Organismen zugeordnet werden. Die Sequenzen lassen jedoch eine Klassifizierung als Chromatiaceae (BAVENDAMM 1924) vermuten. Die Bande B5 ist dabei nur für den Gültzsee und Dudinghausener See nachweisbar, während die restlichen Banden in allen Wassertiefen der drei Seen in Erscheinung treten, mit Ausnahme der Bande G2, welche lediglich in den oberen Horizonten vorzufinden war.

Auf der Basis aller restlichen Sequenzdaten sind vier Cluster zu erkennen. Die Bande A5 vom Dagowsee bildet zwar eine Gruppe mit *Isochromatium buder* (AJ224430 - IMHOFF et al. 1998), aber infolge der Länge des endständigen Astes dieser Art wird auf größere Sequenzunterschiede hingewiesen. Die Sequenz der Bande wies acht fehlende Basen auf, was eine fehlerhafte Zuordnung zur Folge haben kann. Genetische Untersuchungen im Dagowsee (OVERMANN et al. 1999, GLAESER & OVERMANN 2003, 2004) erbrachten ebenfalls keine Übereinstimmung mit dieser Art. Diese Bande konnte aber nicht nur in allen Proben vom



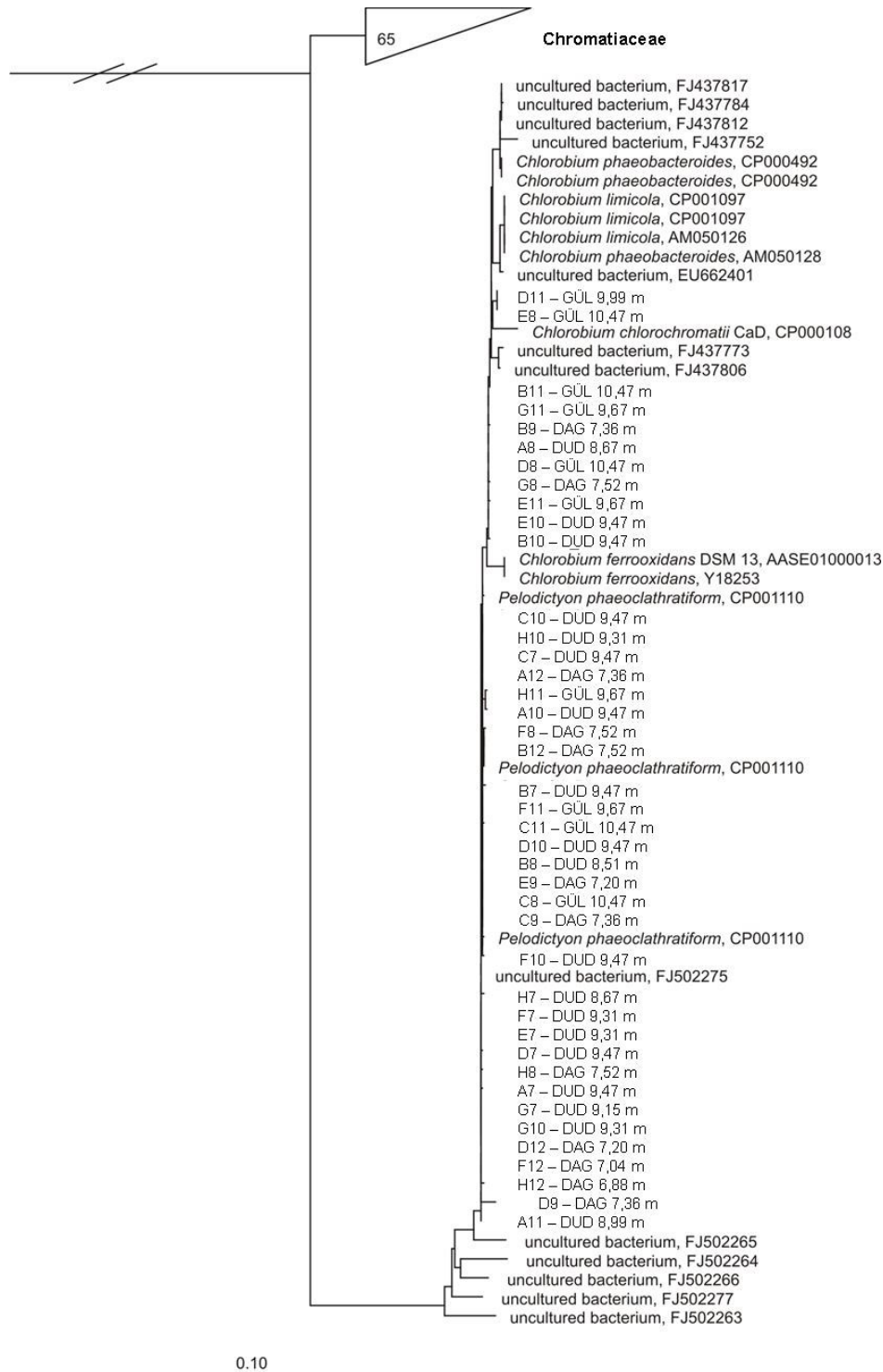
Dagowsee nachgewiesen werden, sondern zeigte auch eine DGGE-Bande mit geringer Intensität in allen Wassertiefen vom Gültzsee und Dudinghausener See.

Die Banden E6, C1, H4 und E2 gehören in die Gruppe, welche ausschließlich Vertreter der Gattung *Thiorhodococcus* enthält, die sich durch eine kugelige Zellform auszeichnen und freibeweglich sind (GUYONEAUD et al. 1997, IMHOFF et al. 1998). Dabei besteht eine Verwandtschaft zur marinen Art *Thiorhodococcus bheemlicus*. Die Bande E6 weist jedoch anhand eines längeren endständigen Astes auf größere Sequenzunterschiede hin. Die Gattung *Thiorhodococcus* gehört zu den Gammaproteobakterien. Während die Banden C1, H4 und E2 vom Dagowsee ebenfalls in der gesamten Wassersäule der beiden anderen Seen nachweisbar sind (starke Bande im Dudinghausener See), tritt die Bande E6 lediglich im Gültzsee und im Dudinghausener See in Erscheinung.

Die Sequenzen der Banden E5, H2, D6 und C5 gruppieren sich mit Vertretern von „uncultured Chromatiaceae bacterium“ (WINOGRADSKY 1888), deren Sequenz eine große Übereinstimmung zur Art *Chromatium okenii* aufweist. Diese Art ist freibeweglich, stäbchenförmig und weist eine Größe von 4,5 bis 6,0 µm auf (IMHOFF et al. 1998). *Chromatium okenii* besitzt keine Gasvesikel, ist polar begeißelt und kann nicht chemoautotroph wachsen. *Chromatium spp.* wurde im Dudinghausener See bereits als dominante Art im Spätsommer 2000 beschrieben (SELIG et al. 2004). Des Weiteren wurde die Art *Chromatium okenii* mikroskopisch bestimmt (HÜBENER 2000, unpublizierte Daten). Für den Dagowsee erbrachte OVERMANN et al. (1999) den Nachweis von *Chromatium okenii* und *Chromatium weissei*. Die Banden E5 und H2 konnten für alle Seen nachgewiesen werden. D6 (DUD 8,51 m) und C5 (GÜL 9,51 m) kamen nur im Dudinghausener See und im Gültzsee vor. Beide Banden lagen in gleicher Höhe und repräsentieren anhand des phylogenetischen Baums das gleiche Bakterium.

Das letzte Cluster bilden Vertreter der Gattung *Thiocystis* (WINOGRADSKY 1888). Dabei zeigen die Banden B6, C6 und D5 eine große Ähnlichkeit zum Bakterium *Thiocystis minor* (Y12372). Bestehende Sequenzunterschiede sind aufgrund des kurzen endständigen Astes nur sehr gering. *Thiocystis minor* ist freibeweglich und besitzt keine Gasvesikel (IMHOFF et al. 1998). Die Kokken sind polar begeißelt und umfassen eine Größe bis zu 2,0 µm. Chemoautotrophes Wachstum bei dieser Art ist möglich. Alle drei Banden konnten für alle drei Seen detektiert werden. C6 war aber nur innerhalb der oberen Wassertiefen auffindbar. Die Gattung *Thiocystis* wurde zumindest für den Dagowsee mittels mikroskopischer Untersuchungen durch BABENZIEN (1995) auch nachgewiesen.

Die Abbildung 47 enthält den phylogenetischen Baum mit den sequenzierten DGGE-Banden der Chlorobiaceae. Insgesamt konnten 41 Sequenzen von den 48 ausgeschnittenen Banden in den Maximum-Likelihood-Algorithmus einfließen.



**Abb. 47:** Phylogenetischer Baum basierend auf den Ergebnissen der partiellen 16S rDNA-Sequenzierung von DGGE-Banden der Chlorobiaceae. Berechnung nach der Maximum-Likelihood-Methode im Vergleich zur NCBI-Datenbank (Accessionsnummer zu jeder Sequenz). Die Chromatiaceae dienen als Außengruppe. Der Maßstrich entspricht 1 Veränderung pro 100 Nucleotidpositionen.

Wie bereits im Fall der Chromatiaceae sind Sequenzen einzelner Banden nahezu identisch, was auf eine fast vollständige Sequenzübereinstimmung hindeutet. Aber auch innerhalb dieser Untersuchung wurden fehlende Basen nicht als Unterschied gewertet und ähnliche Sequenzen als phylotypisch gleich angesehen. Phylogenetisch ähneln sich Chlorobiaceae sehr stark.

Einige Sequenzunterschiede zwischen Arten belaufen sich auf gerade weniger als 0,6 % (OVERMANN et al. 1999). Für die Konsortien verdeutlichten GLAESER & OVERMANN (2004) die hohe phylogenetische Übereinstimmung. Die Diversität wird demnach auch für die Chlorobiaceae nicht offensichtlich. Zur Gegenüberstellung im phylogenetischen Baum dienen die Chromatiaceae.

Die Sequenzdaten lassen aber eindeutig eine Klassifizierung zu den Chlorobiaceae (COPELAND 1956, SKERMAN et al. 1980) zu. Dabei konnten 13 Banden (H7 bis A11) keinem Organismus zugeordnet werden. Sie gruppieren sich bei „uncultured bacterium“ ein.

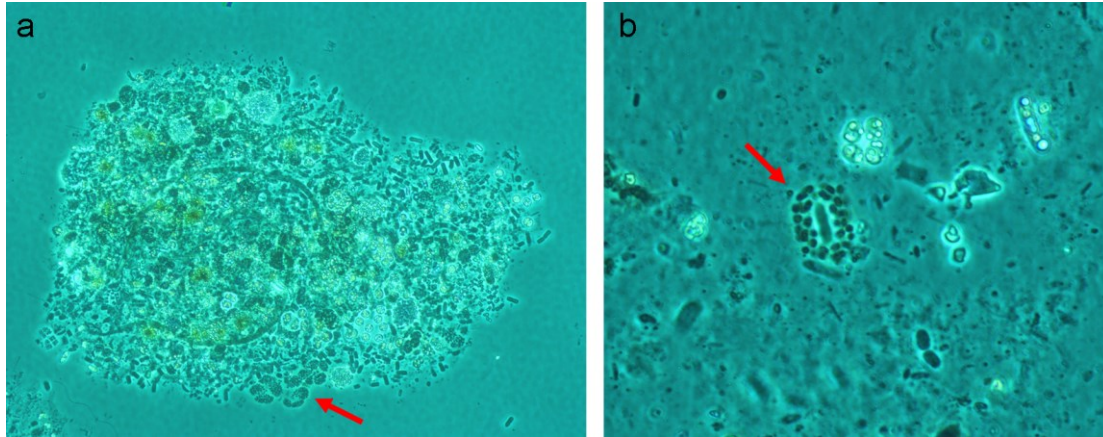
16 Banden (C10 bis B12 sowie B7 bis C9) zeigen hingegen eine nahe Verwandtschaft zur Art *Pelodictyon phaeoclathratiforme* (LAUTERBORN 1913, PFENNIG & COHEN-BAZIRE 1967). Dieser Vertreter ist stäbchenförmig, unbeweglich und besitzt Gasvakuolen (OVERMANN et al. 1991). *Pelodictyon phaeoclathratiforme* bildet netzartige Kolonien, was typisch für die Gattung *Pelodictyon* ist. Des Weiteren lebt die Art strikt anaerob und obligat phototroph. Anhand der netzartigen Struktur konnte diese Gattung bereits mikroskopisch innerhalb der CARD-FISH-Analyse nachgewiesen werden (Kapitel 5.3.1). Das Vorkommen dieser Art für den Dagowsee wurde zudem wissenschaftlich bestätigt (BABENZIEN 1995, OVERMANN et al. 1999).

Ein weiteres Cluster bildet die Gattung *Chlorobium* (NADSON 1906, SKERMAN et al. 1980), welche eine stäbchenförmige (0,6-1,2 µm) oder vibroide (0,3-0,9 µm) Zellform besitzt. *Chlorobium*-Arten treten einzeln oder in Zellaggregaten auf und einige Arten besitzen Gasvesikel. Viele Sequenzen (B11 bis B10) weisen Übereinstimmungen mit Vertretern dieser Gattung auf. BABENZIEN (1995) konnte diese Gattung im Dagowsee mikroskopisch nachweisen, wie auch HÜBENER (2000 - unpublizierte Daten) im Dudinghausener See. Jedoch kann den meisten Banden keine direkte Art zugeordnet werden. KARHUNEN et al. (2013) verweisen auf eine hohe Ähnlichkeit zwischen den *Chlorobium*-Arten und der Schwierigkeit einer Bestimmung auf Artniveau bei Verwendung kurzer Sequenzabschnitte, was ein Grund für die geringe Aussagekraft der vorliegenden Sequenzdaten sein kann. Lediglich die Banden D11 und E8 aus dem Gültzsee bilden eine Gruppe mit *Chlorobium chlorochromatii*, dessen endständiger Ast auf geringe Sequenzunterschiede hindeutet. Die Zellen dieser Art sind unbeweglich und stäbchenförmig (VOGL et al. 2008). Das Vorkommen dieser Art ist für die untersuchten Seen nicht untypisch. GLAESER & OVERMANN (2003, 2004) wiesen im Dagowsee symbiontische Gemeinschaften nach, in denen Chlorobiaceae mit chemoheterotrophen Bakterien Aggregate bilden. *Chlorobium chlorochromatii* ist eine Art, welche mit einem Zentralbakterium in einem Konsortium zusammenlebt. *Chlorobium chlorochromatii* sp. nov. wurde als Epibiont aus *Chlorochromatium aggregatum* isoliert und identifiziert (FRÖSTL & Overmann 1998, VOGL et al. 2006, OVERMANN 2010). Dieses Konsortium wurde bereits im Dagowsee mittels molekularbiologischer Methoden nachgewiesen. Anhand mikroskopischer Untersuchungen von Proben aus dem Gültzsee und Dudinghausener See konnte das Vorkommen von *Chlorochromatium aggregatum* ebenfalls für diese beiden anderen Seen belegt werden. Eine Übereinstimmung mit der Sequenz von *Chlorobium chlorochromatii* könnte auf dem Vorkommen des Konsortiums basieren. Bei der

genauen Betrachtung der Bandenübersicht ist zu erkennen, dass die Vielzahl an Banden in allen Proben der drei Seen vorzufinden ist. Die Phylotypen der Banden G11, B10 sowie E7 treten allerdings nur für den Gültzsee und den Dudinghausener See in Erscheinung, während die Banden B9, A12 und G7 lediglich im Dagowsee und Dudinghausener See vorkommen. D9 ist nur für den Dagowsee und Gültzsee detektierbar. Die Banden H10 und B7 kommen auch lediglich im Dudinghausener See vor, während F12 und H12 sich nur auf den Dagowsee beschränken.

Beide phylogenetischen Bäume ermöglichen zwar eine Klassifizierung auf Gattungs- bzw. Artebene, konnten jedoch die vorhandene Diversität der DGGE-Analyse nicht ausreichend widerspiegeln. So konnten nur drei Gattungen und eine Art den Chromatiaceae aller drei Seen zugeordnet werden, darunter die Gattungen *Isochromatium*, *Thiorhodococcus* sowie *Chromatium* als auch die Art *Thiocystis minor*. Für die Chlorobiaceae wurde die Zuordnung einer Gattung und einer Art erzielt. In allen Seen vertreten sind Vertreter der Gattung *Chlorobium* und die Art *Pelodictyon phaeoclathratiforme*. Eine Übereinstimmung mit der Sequenz von *Chlorobium chlorochromatii* lässt die Anwesenheit von *Chlorochromatium aggregatum* vermuten. Die Sequenzen umfassten eine Basenpaarlänge von 346 bis 435 bp. Nur ein bis drei Sequenzen enthielten keine fehlende Base, während die meisten Sequenzen ein bis zwei Fehlstellen hatten. Sechs Sequenzen wiesen bis zu acht Fehlstellen auf. Da die fehlenden Basen der Sequenzen nicht als Unterschiede in die Wertung einbezogen wurden, gruppieren sich eine Mehrzahl an Banden in einem Cluster. Besonders offensichtlich bei dem phylogenetischen Baum der Chlorobiaceae. Die verwendeten Primer gelten als familien-spezifisch (OVERMANN et al. 1999), so dass nicht alle Vertreter der vorkommenden Gattungen bestimmt wurden und die Sequenzierung die tatsächlich vorhandene Vielfalt an Bakterien nicht erfassen konnte. Ein Austausch von einer bis sechs Basenpaaren, d.h. die kleinste Veränderung innerhalb der Sequenz, kann entscheidende Auswirkungen haben (OVERMANN et al. 1999). Für den Dagowsee belegte BABENZIEN (1995) mittels mikroskopischer Untersuchungen das Auftreten der Gattungen *Chromatium*, *Thiopedia*, *Thiocystis*, *Lamprocystis*, *Thiodictyon*, *Pelodictyon*, *Pelochromatium* und *Chlorobium*. Molekularbiologische Analysen erzielten für diesen See auch Ergebnisse auf Artebene. OVERMANN et al. (1999) sowie GLAESER & OVERMANN (2003, 2004) wiesen nicht nur die Anwesenheit von phototrophen Konsortien wie *Chlorochromatium aggregatum*, *Pelochromatium roseum* und *Pelochromatium latum* nach, sondern weiterhin das Auftreten von *Amoebobacter purpureus*, *Chloronema* sp., *Chlorochromatium magnum*, *Chlorochromatium glebulum*, *Pelodictyon clathratiforme*, *Pelodictyon phaeoclathratiforme*, *Chromatium okenii*, *Chromatium weissei*, *Pelochromatium roseum*, *Thiocapsa* spp. und *Thiopedia rosea*. Diese Untersuchungen belegen die vorherrschende Diversität im Dagowsee. Für den Dudinghausener See bestimmte HÜBENER (2000 - unpublizierte Daten) mikroskopisch die Bakteriengemeinschaft, bestehend aus *Chlorobium* cf. *limicola*, *Chromatium* sp., *Thiopedia rosea*, *Thiospirillum* sp. sowie *Chromatium okenii*. Mittels eigener mikroskopischer Untersuchungen gelingt der Nachweis von *Pelochromatium roseum* für den

Dudinghausener See (Abb. 48 b). Die eigenen Ergebnisse mittels Mikroskopie (Abb. 48 a) und DGGE bestätigen zudem das Vorhandensein zahlreicher Phylotypen in allen Seen. Die Ergebnisse der Sequenzierung schränken diese Diversität jedoch ein, zeigen aber zumindest Parallelen zu den vorangegangenen Untersuchungen im Dagowsee und Dudinghausener See.



**Abb. 48:** Mikroskopaufnahme einer Wasserprobe aus der Schwefelbakteriensicht vom Dudinghausener See 29.08.2007, welches die Artenvielfalt widerspiegelt (a – 100er Vergrößerung) und den Nachweis von *Pelochromatium roseum* erbringt (b – 1000er Vergrößerung).

**Tab. 22:** Nachgewiesene Gattungen/Arten durch Mikroskopie und Sequenzierung (Angaben der sequenzierten Banden) im Dudinghausener See (DUD), Gültzsee (GÜL) und Dagowsee (DAG).

Familie	Gattung/Art	Mikroskop	Sequenzierung		
			DUD	GÜL	DAG
Chromatiaceae	<i>Thiopedia</i>	x			
	<i>Isochromatium</i>		A5	A5	A5
	<i>Thiorhodococcus</i>		E6, C1, H4, E2	E6, C1, H4, E2	C1, H4, E2
	<i>Chromatium</i> ( <i>Chromatium okenii</i> )	x	E5, H2, D6	E5, H2, C5	E5, H2
	<i>Thiocystis minor</i>		B6, C6, D5	B6, C6, D5	B6, C6, D5
Chlorobiaceae	<i>Chlorobium</i>		B11-B10	B11-B10	B11-B10
	<i>Chlorobium</i> <i>chlorochromatii</i>		D11, E8	D11, E8	D11, E8
	<i>Chlorochromatium</i> <i>aggregatum</i>	x			
	<i>Pelochromatium roseum</i>	x			
	<i>Pelodictyon</i>	x	C10-B12,	C10-B12,	C10-B12,
	<i>phaeoclathratiforme</i>		B7-C9	B7-C9	B7-C9

Um das gesamte Spektrum an Schwefelbakterien zu erfassen, sollten zukünftig auch andere und/oder mehrere Primer eingesetzt werden (OVERMANN et al. 1999, TANK et al. 2009, ROGOZIN et al. 2010). Mit gattungs- und artspezifischen Primern könnten gezielt variable Bereiche in der Sequenz untersucht werden. Der Vorteil zu den familienspezifischen Primern ist die Erfassung vorhandener Unterschiede auf Gattungs- und Artniveau (interspezifische Analyse). GLAESER & OVERMANN (2004) haben beispielsweise für eine Untersuchung am Dagowsee die Primer GC357f und GSB840r verwendet. Dadurch gelang es ihnen vier verschiedene Morphotypen von Konsortien nachzuweisen. Zur Absicherung der Ergebnisse

wäre es zukünftig zudem sinnvoll zwei Teilsequenzen einer Probe mit Primern zu testen. Anhand dessen könnte die Schwefelbakteriengemeinschaft im Gültzsee und Dudinghausener See erstmals vollständig definiert und Unterschiede zwischen den Seen detaillierter belegt werden, denn Differenzen zwischen den Seen auf Gattungs-/Artebene konnten durch diese Sequenzierung nicht erzielt werden (Tab. 22).

#### **5.4 Nachweis von phototrophen Schwefelbakterien in den Sedimenten**

Nach dem rezenten Nachweis der phototrophen Schwefelbakterien in der Wassersäule aller drei untersuchten Seen bestand eine weitere Zielstellung dieser Arbeit darin zu untersuchen, ab welchen Zeitpunkt diese phototrophen Bakterien auftraten und durch welche Veränderungen im Einzugsgebiet oder im See das Auftreten dieser Bakterien ausgelöst wurde. Zum Nachweis der phototrophen Bakterien wurde die Pigmentanalyse in den einzelnen Horizonten von Sedimentkernen durchgeführt. Ergänzend dazu wurden die Nährstoff- und Metallgehalte betrachtet, um Rückschlüsse über die Trophieentwicklung, die Veränderung der Sauerstoffverhältnisse im Hypolimnion und im Einzugsgebiet des Sees ziehen zu können. Diese Daten lagen für den Dudinghausener See und den Gültzsee aus paläolimnischen Untersuchungen vor, wo die Diatomeengesellschaften als auch die Pollenanalysen untersucht wurden (HÜBENER et al. 2002, DREBLER et al. 2007, KLAMT 2009, SELIG et al. 2009). Gleichartige Voruntersuchungen liegen aus dem Dagowsee nicht vor. Hier erfolgten bisher nur Untersuchungen der Oberflächensedimente nach Alkenone (ZINK et al. 2001).

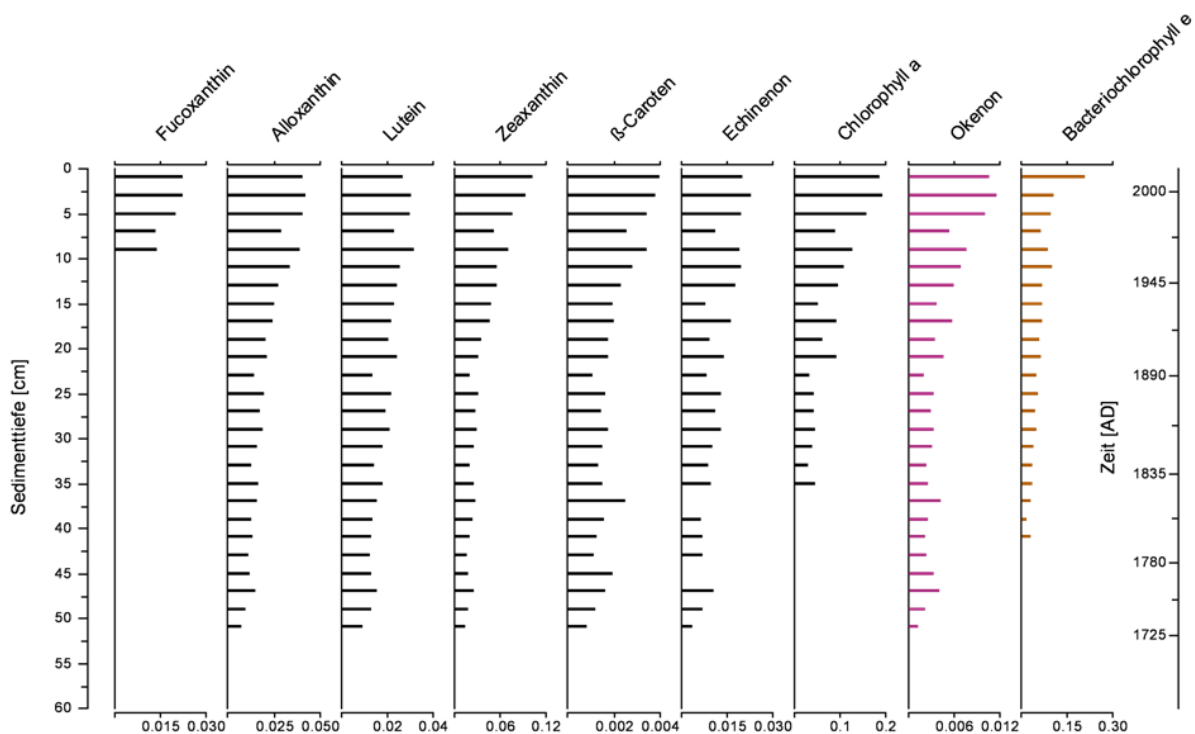
##### **5.4.1 Nachweis von bakteriellen und phytoplanktischen Pigmenten in den Sedimentkernen**

Bei den paläolimnologischen Untersuchungen stand in erster Linie die Pigmentanalyse zum Nachweis des zeitlichen Auftretens der Bakterien im Vordergrund. Es wurde versucht, alle bakteriellen und phytoplanktischen Pigmente, welche in der Wassersäule der Seen nachgewiesen wurden, auch in den Sedimenten zu identifizieren. So wurden neben den stabilen Pigmenten der phototrophen Bakterien auch die instabilen Pigmente detektiert. Bchl a konnte, wie bereits in der Wassersäule, in keinem Sedimentkern nachgewiesen werden. Der Nachweis dieses instabilen Pigments gestaltet sich in Sedimenten generell schwierig. Zumeist kann es in Form von Derivaten identifiziert werden (ROMERO-VIANA et al. 2009, ROMERO-VIANA et al. 2010). ITOH et al. (2003) beschreiben, dass es sich zu Bacteriopheophytin a umwandelt.

###### **5.4.1.1 Gültzsee**

Im Gültzsee konnte Okenon als Leitpigment der Chromatiaceae oberhalb der Bestimmungsgrenze (LOQ – siehe Kapitel 4) und demzufolge in sicher detektierbaren Konzentrationen ( $>1 \text{ ng mg}^{-1} \text{ TM}$ ) erst ab 52 cm nachgewiesen werden (Abb. 49). In Bezug auf die Pb-Datierung (SELIG et al. 2009) wird demzufolge das erstmalige Auftreten der Bakterien in erhöhter Konzentration mit  $0,0012 \text{ } \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  auf ca. 1731 datiert. Extrem geringe Konzentrationen von rund  $0,0009 \text{ } \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  waren aber auch noch in 111 cm Sedimenttiefe

nachweisbar. Die Erhöhung der Bakterienkonzentration lässt temporäre anoxische Bedingungen im Hypolimnion des Sees vermuten. Im Gradientenverlauf vom Okenon zeigt sich ein deutlicher Anstieg bei 21 cm Tiefe und nach einem kleineren Einbruch eine erneute Zunahme bei 5 cm. In 3 cm Sedimenttiefe liegt die höchste Konzentration mit  $0,012 \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  vor, welche auf ca. 1997 datiert wird. Neben dem stabilen Carotenoid Okenon konnte das Bchl e als Pigment der Chlorobiaceae mit Werten oberhalb der Bestimmungsgrenze (LOQ) ab 42 cm nachgewiesen werden. Unterhalb dieser Tiefe war das spezifische Absorptionsspektrum des Pigments nicht mehr zu sehen. Eine erhöhte Konzentration in der 3 cm-Sedimentschicht konnte für dieses Bakterienpigment nicht festgestellt werden, dennoch ist ein Anstieg in der Konzentration zur Sedimentoberfläche (0,5 cm) erkennbar.



**Abb. 49:** Pigmente in  $\mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  vom Phytoplankton und phototrophen Bakterien (Okenon, Bchl e) im Sedimentkern vom Gültzsee 15.7.2008. Sekundärachse zeigt die Altersdatierung des Kerns nach SELIG et al. (2009).

Die Ergebnisse lassen die Schlussfolgerung zu, dass seit mindestens 270 Jahren phototrophe Schwefelbakterien im Gültzsee vorkommen. Ab diesem Zeitpunkt müssen demnach temporäre anaerobe Verhältnisse im Hypolimnion aufgetreten sein. Es ist aber auch möglich, dass sich diese Bakterien zuerst nur unmittelbar an der Sedimentoberfläche entwickelt haben oder eine bodennahe Wasserzone anaerob war und lediglich eine limitierte Sulfidschicht vorherrschte. Lichtlimitation an bzw. auf der Sedimentoberfläche sind anhand der kalkulierten rezenten Lichtverhältnisse im See für die Sommermonate Juni und Juli auszuschließen (siehe Kapitel 5.2). Die kalkulierte tägliche Lichtdosis in 15 m Tiefe umfasst einen Wert von rund  $0,27 \text{ mol Photonen m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , welche über den in der Literatur publizierten benötigten Lichtdosen liegt. Bei optimalen Lichtbedingungen und der Verfügbarkeit von Sulfid (erste



temporäre anaerobe Verhältnisse) wären prinzipiell günstige Bedingungen für die Entwicklung beider Familien gegeben. Jedoch lässt sich Okenon als Pigment der Chromatiaceae in tieferen Sedimenten als Bchl *a* nachweisen, was erst ab 42 cm in Erscheinung tritt (ca. 1800). Demnach entwickeln sich die Chlorobiaceae im Gültzsee erst zu einem späteren Zeitpunkt. Anhand der Lichtansprüche von beiden Familien wäre jedoch zuerst das Auftreten der Chlorobiaceae zu erwarten (siehe Kapitel 5.2). Allerdings ist zu berücksichtigen, dass Bchl *a* ein instabiles Pigment ist. In anderen Untersuchungen (ZÜLLIG & RHEINECK 1985, ROMERO-VIANA et al. 2010, WIRTH et al. 2013) konnten zeitgleich zu Okenon auch die stabilen Pigmente der Chlorobiaceae nachgewiesen werden. Eine Bestimmung dieser stabilen Pigmente (u.a. Isorenieraten) ist jedoch nicht möglich, da diese Pigmente mittels der angewandten HPLC-Analytik weder in der Wassersäule noch in den Sedimenthorizonten aller drei Seen nachgewiesen werden konnten (analytisches Problem – siehe Kapitel 5.1.1). Dennoch suggeriert die Auswertung der HPLC-Analyse die Annahme für ein späteres Auftreten der Chlorobiaceae. Zwar zählt Bchl *a* zu den instabilen Pigmenten, trotzdem müsste unterhalb von 42 cm Tiefe zumindest eine chromatographische Auswertung oberhalb der Nachweisgrenze (LOD), wie vorab bei Okenon, möglich sein. Jedoch konnte das spezifische Absorptionsspektrum des Pigments in keinem darunter befindlichen Horizont gesichtet werden. Erst ab 42 cm Tiefe wurden Werte oberhalb der Bestimmungsgrenze (LOQ) detektiert. Dieses abrupte Auftreten widerspricht dem kontinuierlichen Abbau für ein instabiles Pigment und somit einer früheren Entwicklung dieser Familie im See. Dadurch wird die Aussage untermauert, dass die Chlorobiaceae sich zu einem späteren Zeitpunkt im See entwickelt haben.

Als mögliche Ursache für das frühere Auftreten der Chromatiaceae können limitierte Sulfidbedingungen und temporäre Anoxie während der anfänglichen Entwicklungsphase angesehen werden, welche das Wachstum der Chlorobiaceae hemmten. Im Kapitel 5.4.2 wird der Nachweis erbracht, dass das Bakterienwachstum im Zuge eines Trophieanstiegs erfolgte, welcher die allmähliche Ausbildung bodennaher anaerober Verhältnisse und eine fortschreitende stabile Anoxie im Hypolimnion bedingte. Im Sediment kam es anscheinend infolge aerober sowie anaerober Oxidationsprozesse zur Ansiedelung mikrobieller Lebensgemeinschaften. Unter der Betrachtung des Sulfidbedarfs beider Familien stützt sich die Annahme auf eine Entwicklung der Chromatiaceae an der Sedimentoberfläche, wo kurzzeitig instabile anoxische Bedingungen herrschten. Ein Konkurrenzvorteil der Chromatiaceae liegt darin, vorübergehend oxische Bedingungen zu kompensieren (ZÜLLIG & RHEINECK 1985). Beschrieben wird zudem die Einlagerung von Schwefelkügelchen (SOROKIN et al. 1999, PRANGE et al. 2002, LAUBER 2006). Somit haben sie die Möglichkeit der intrazellulären Sulfidspeicherung in Granula, welche sie dann als Elektronendonator für die Photosynthese nutzen können. Der Ort der Einlagerung ist jedoch verschieden. Die Chromatiaceae lagern die Schwefelkügelchen in Vesikeln außerhalb der Zelle, während sie die Chlorobiaceae innerhalb der Zelle (cytoplasmatisch) speichern. Bei den Chromatiaceae wird dabei immer von einer Ablagerung großer Mengen an Kügelchen gesprochen, womit die Assimilation von CO<sub>2</sub> im Licht auch ohne äußeren Elektronendonator möglich ist. Im spanischen See „La Cruz“



(ROMERO-VIANA et al. 2010) wurde ebenfalls wie im Gültzsee eine anfängliche Dominanz der Chromatiaceae beobachtet. Eine Coexistenz beider Familien erfolgte erst zu einem späteren Zeitpunkt. Als Ursache wurden Unterschiede in den optimalen Bedingungen (Lichtqualität und -quantität, Stabilität und Dauer anoxischer Bedingungen, Sulfidverfügbarkeit) durch die Autoren diskutiert. Als konkrete Hypothese ergab sich eine anfänglich zu geringe Sulfidkonzentration, bei der die intrazellulären Schwefelkügelchen der Chromatiaceae einen Vorteil hatten, da sie eine größere Unabhängigkeit von der Sulfidkonzentration in der Wassersäule boten (ROMERO-VIANA et al. 2010). Ihre Vermutung lautete, dass erst infolge der zunehmenden Algenproduktion und deren Abbau an der Sedimentoberfläche ausreichend Sulfid vorlag (regeneriertes organisches Material), wodurch sich die Entwicklung der Chlorobiaceae im „La Cruz“ entfaltete. Über Unterschiede im Sulfidbedarf beider Familien ist bisher nichts publiziert, nur dass die Chlorobiaceae toleranter gegenüber Schwefelwasserstoff sind (OVERMANN & GARCIA-PICHEL 2006). Möglich ist aber die Notwendigkeit höherer Sulfidkonzentrationen bei den Chlorobiaceae, deren Speicherkapazität eventuell nicht so umfangreich ist, wie bei den Chromatiaceae. Die unterschiedliche Schichtung im Profil der Wassersäule wird bislang nur mit der unterschiedlichen Ausnutzung des Lichtes belegt. Möglicherweise benötigen die Chlorobiaceae mehr Sulfid. Unterschiede bestehen zumindest in der Bandbreite der externen Wasserstoffdonatoren. Während die Chlorobiaceae lediglich Schwefelwasserstoff nutzen können, besteht für die Chromatiaceae die Möglichkeit auf organische Verbindungen zurückzugreifen.

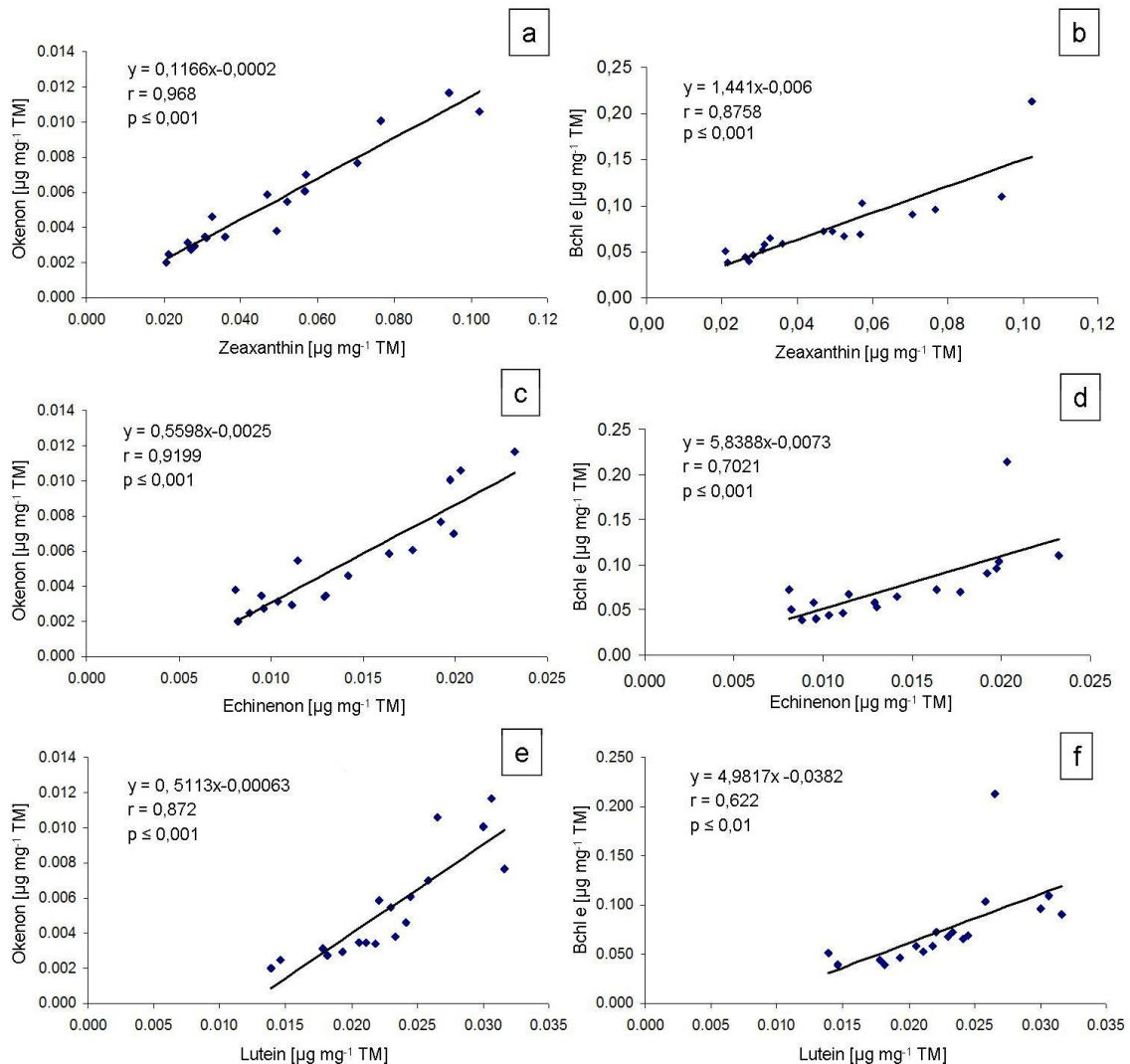
Das Auftreten der Chromatiaceae vor den Chlorobiaceae kann auch durch eine plötzliche Änderung des Wasserstands im See verursacht worden sein. KLAMT (2009) beschreibt das Vorkommen von Fragilarien mitunter die Dominanz von *Fragilaria construens* var. *construens*, welche bevorzugt in flachen Bereichen von Seen bzw. vermehrt in Seen nach signifikantem Wasserstandsabfall auftreten. Zum Zeitpunkt der detektierbaren Okenonkonzentration ab 52 cm ist ein Anstieg für diese Art innerhalb der Diatomeenanalyse durch KLAMT (2009) nachweisbar. Demzufolge war der See zu diesem Zeitpunkt flacher, was für verbesserte Lichtbedingungen in tieferen Wasserschichten und somit zum erhöhten Wachstum der Chromatiaceae führte, dessen zunehmende Entwicklung in der Erhöhung der Okenonkonzentration festgehalten wird. Die Wasserstandsabnahme bot vermutlich einen zusätzlichen Konkurrenzvorteil. Nach einem kurzzeitigen Rückgang der Population zeigt sich wieder ein Anstieg, wonach eine weitere Änderung im Wasserstand zur plötzlichen Entwicklung der Chlorobiaceae führte.

Neben dem Okenon wurden die Carotenoide Alloxanthin, Lutein, Zeaxanthin und  $\beta$ -Caroten sowie Echinenon detektiert (Abb. 49). Echinenon als auch die anderen Carotenoide des Phytoplanktons zeigen einen ähnlichen Tiefenverlauf wie das Okenon. Neben Chlorophyll a weisen Zeaxanthin und Echinenon (Leitpigmente der Cyanobakterien) die höchsten Konzentrationen auf, auch wenn Konzentrationen von 0,03 bis 0,2  $\mu\text{g mg}^{-1}$  TM als eher gering anzusehen sind. Lutein verweist auf das Vorkommen der Grünalgen, während

Alloxanthin das Auftreten der Cryptophyceae verdeutlicht. Im Kurvenverlauf von  $\beta$ -Caroten (alle Algen) zeigt sich bei 37,5 cm Tiefe ein erhöhter Peak, der im Luteingradient nicht ersichtlich wird. Datiert wird diese Sedimenttiefe auf das Jahr um 1820. Erkennbar ist auch eine starke Zunahme in der Okenonkonzentration. In der Literatur wird öfters beschrieben, dass der Zunahme an Cyanobakterienpigmenten eine Abnahme der Bakterienpigmente gegenübersteht (ZÜLLIG & RHEINECK 1985, ROMERO-VIANA et al. 2010). Im Vergleich der Profile dieser Pigmente zeichnet sich ab 35 cm Tiefe aufwärts hauptsächlich ein analoger Verlauf ab. Zuvor ist in 37,5 cm und 45 cm Tiefe ein deutlicher Einbruch beim Echinenon festzustellen, währenddessen beim Okenon eine Peakerhöhung erfolgt. Es ist zu vermuten, dass zu dieser Zeit ein geringer Anteil an Cyanobakterien vertreten war, so dass sich ein stärkeres Wachstum bei den Chromatiaceae aber auch bei den Grünalgen (Lutein) einstellen konnte. Die Profile aller Phytoplanktonpigmente zeigen ab 52 cm Tiefe einen annähernd ähnlichen Verlauf, welcher von mehrfachen Schwankungen geprägt ist. Mit zunehmender Sedimenthöhe ist ein Anstieg der Konzentrationen festzustellen. Ab 35 cm Tiefe verhalten sich alle Pigmentprofile bis zur Sedimentoberfläche sogar zunehmend synchron wie Korrelationsanalysen (Abb. 50) zeigen.

Eine positive Korrelation kann zwischen den Pigmenten der Cyanobakterien und dem Okenon sowie dem Bchl *e* festgehalten werden, deren Werte ab 35 cm bei einem Signifikanzniveau von 0,001 positiv miteinander korrelieren. Auch im Bezug auf die Entwicklung aller phytoplanktischen Pigmente ist am Beispiel Luteins (Grünalgen) eine positive Korrelation bei einem Signifikanzniveau von 0,001 (Chromatiaceae) und 0,01 (Chlorobiaceae) festzustellen. Eine negative Beeinflussung („Schatteneffekt“, Lichtlimitierung) in der Entwicklung zwischen Phytoplankton und phototrophen Bakterien ist auszuschließen. Bedingt durch den Trophierückgang im Gültzsee und der Nährstoffknappheit ist eine Verlagerung der phytoplanktischen Produktion in tiefere Wasserschichten (Kapitel 5.1) zu vermuten, um auch Nährstoffressourcen aus dem Tiefenwasser zu nutzen. Damit treten die Cyanobakterien zwar in Konkurrenz um die Nährstoffe mit den phototrophen Schwefelbakterien, vermindern aber nicht die Lichtbedingungen im Tiefenwasser wie bei einer epilimnischen Ausbreitung (siehe auch – Kapitel 5.1).

Die allgemein niedrigen Pigmentkonzentrationen würden auf eine geringe Phytoplanktonentwicklung im See hinweisen, welche auf einen mesotrophen Zustand schließen lässt (SELIG et al. 2009). Fucoxanthin (Diatomeen) tritt nur innerhalb der oberen 8 cm mit ansteigender Konzentration in Erscheinung, gilt aber auch als instabiles Pigment. Anhand der Diatomeenstratigraphie im Sedimentkern vom Gültzsee (SELIG et al. 2009) dominierten mesotrophe Arten wie *Cyclotella comensis* an der Sedimentoberfläche, was wiederum für eine geringe Trophie im See spricht. Chlorophyll *b* (Grünalgen) konnte für den Gültzsee nicht detektiert.



**Abb. 50 a-f:** Korrelation zwischen den Pigmenten der Cyanobakterien (Zeaxanthin und Echinenon) sowie Lutein (Grünalgen) und den Bakterienpigmenten (Okenon und Bchl e) vom Gültzsee 15.07.2008.

Interessant ist der Einbruch aller bakteriellen und phytoplanktischen Pigmente in 7 cm Sedimenttiefe. Demzufolge muss um 1976 ein besonderes Ereignis zu einer solchen Konzentrationsabnahme geführt haben. Um 1890 (23 cm) war bereits schon mal ein Rückgang aller Pigmente festzustellen. Als mögliche Hypothese sind Limitationen von Nährstoffen und Licht zu diskutieren. Längere Winterperioden können sich positiv auf das Bakterienwachstum auswirken (Kapitel 5.4.1.2), aber für den nährstoffarmen mesotrophen Gültzsee ist eine negative Auswirkung anzunehmen. Im Winter 1978/79 konnten 106 Eistage festgehalten werden, dabei dauerte der Winter bis Anfang Mai. RÜCKER et al. (2004) berichteten von einer unvollständigen Herbst- und Frühjahrszirkulation im Tiefen See aus dem Scharmützelseegebiet (Winter 2002/03). Daraus resultierte eine Störung in der Versorgung aus dem Nährstoffpool des Hypolimnions und demzufolge eine Änderung im Chemismus des Sees mit negativer Auswirkung für das Phytoplankton. Der mesotrophe Gültzsee zeichnet sich generell durch geringe Nährstoffkonzentrationen aus. Wie bereits erwähnt, zeigt das Phytoplankton bei Nährstoffknappheit eine Verlagerung in tiefere Wasser-

schichten, wo es mit den phototrophen Bakterien in Konkurrenz tritt. Jedoch ist zu vermuten, dass eine Störung der Nährstoffressourcen zu einer Limitation im Wachstum beider Vertreter führte. Das Wetter war in diesem Jahr zusätzlich wechselhaft, so dass optimale Begebenheiten (Lichtqualität und -quantität, stabile Stagnation) nicht ausreichend gegeben waren. Anhand der Sonnenscheindauer und der Niederschlagshöhe aus den Jahren 1976 bis 1979 zeigt sich ein deutlicher Wechsel der Klimaverhältnisse (Tab.23). 1977 bis 1978 gab es einen starken Rückgang in der Sonnenscheindauer und einen starken Zuwachs im Niederschlag, so dass sich die klimatischen Bedingungen im Sommer zum Zeitpunkt der Stagnation und dem Auftreten der Mikroben deutlich verändert haben. Im Zuge dessen ist es möglich, dass eine Verlagerung des Phytoplanktons in tiefere Wasserschichten aufgrund von Lichtmangel nicht erfolgen konnte. Die epilimnische Phytoplanktonausbreitung induziert jedoch automatisch einen zusätzlichen „Schatteneffekt“ und demzufolge eine Lichtlimitierung für die Bakterien, dessen Wachstum ebenfalls begrenzt ist (Kapitel 5.1.2).

**Tab. 23:** Sonnenscheindauer (Stunden) und Niederschlagshöhe (mm) in Deutschland für die Jahre 1976-79 (Quelle Deutscher Wetterdienst).

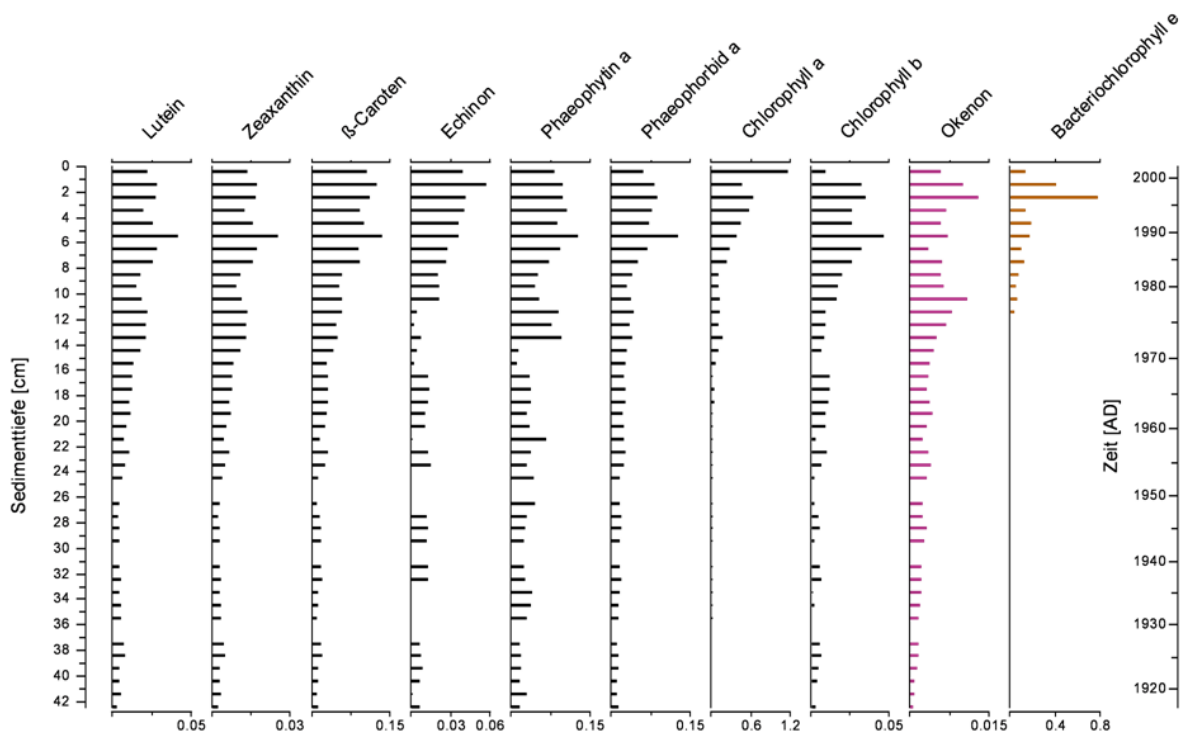
		Frühling	Sommer	Herbst	Winter	Jahr
<b>Sonnenscheindauer</b>	<b>1976</b>	608	773	237	140	1765
	<b>1977</b>	460	508	283	126	1368
	<b>1978</b>	423	563	258	125	1373
	<b>1979</b>	430	521	353	136	1430
<b>Niederschlagshöhe</b>	<b>1976</b>	105	138	165	167	592
	<b>1977</b>	165	270	193	187	825
	<b>1978</b>	203	251	165	140	802
	<b>1979</b>	224	231	172	196	828

Als eine weitere Hypothese ist ein zusätzlich erhöhter Fraßdruck infolge einer hohen Zooplanktonentwicklung zu diskutieren. Dieser würde in erster Linie die geringe Phytoplanktonbiomasse erklären. Aufgrund dessen erhöht sich aber auch der Fraßdruck auf die Bakterien, um den parallelen Einbruch dieser Biomasse zu begründen. Dass Zooplankter die phototrophen Bakterien als Nahrungsquelle nutzen, wurde bereits im Kapitel 2.5 vorgestellt. Für den Gültzsee wurde auch das Vorkommen von *Filinia longiseta* als ingestierender Vertreter in hoher Abundanz nachgewiesen (SELIG et al. 2009). Es besteht die Vermutung, dass diese Art die phototrophen Bakterien direkt als Nahrungsquelle nutzt. Im Hinblick auf die Eisbedeckung scheint *Filinia longiseta* unbeeinflusst zu sein, da sie als „wärmeliebende“ Art klassifiziert wird und dementsprechend erst im Sommer in Erscheinung tritt. Ein Nachteil in der Entwicklung aufgrund des langen Winters ist für die Zooplanktonart, welche Dauereier bildet, unwahrscheinlich.

#### 5.4.1.2 Dudinghausener See

In einem Sedimentkern aus dem Dudinghausener See bestimmte DREBLER et al. (2007) bereits Okenon und erwähnte extrem hohe Abundanzen an *Chromatium* spp. für den Zeitraum von

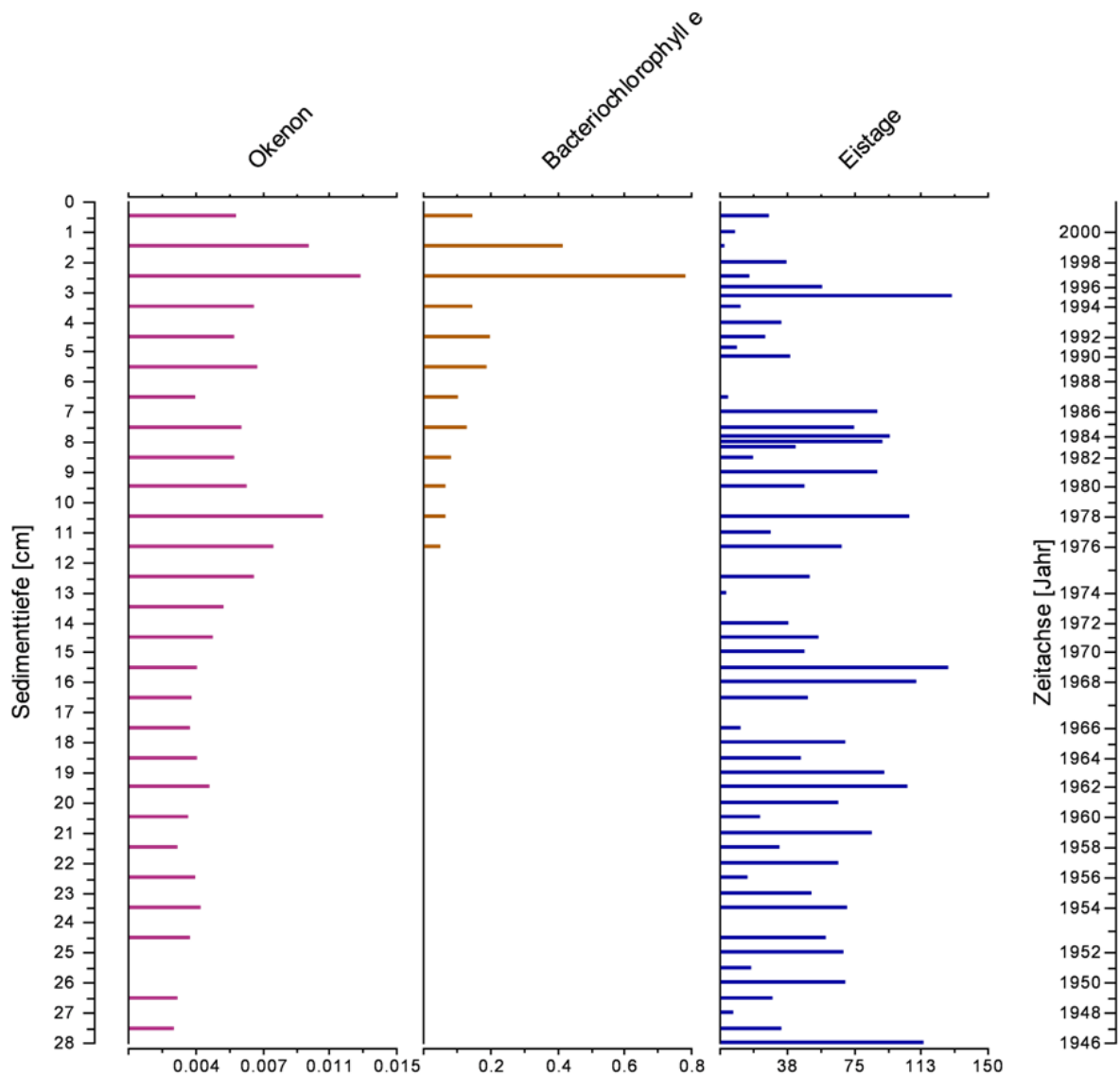
1996 bis 2000. Anhand der Pigmentanalyse (Abb. 51) tritt das Okenon im Dudinghausener See innerhalb des gesamten 42,5 cm langen Sedimentkerns in Erscheinung, aber eine Konzentration von  $> 0,001 \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  (Bestimmungsgrenze LOQ) konnte erst ab 41,5 cm detektiert werden. Die vorliegende Pb- und Cs-Datierung dokumentiert diesen Sedimenthorizont auf ca. 1919. Der darunterliegende Wert (42,5 cm) umfasst eine sehr geringe Konzentration von  $0,0007 \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$ , welche zwar oberhalb der Nachweisgrenze (LOD), aber unterhalb der Bestimmungsgrenze (LOQ) liegt. Die Untersuchung eines längeren Sedimentkerns könnte bestätigen, ob das Okenon tatsächlich erst ab 41,5 cm vorliegt oder die Grenze der möglichen Bestimmung weiter in die Tiefe reicht. Die Anwesenheit des Bakterienpigments lässt auf das Auftreten temporärer Anoxie im See schließen. Eine Aussage, ob die Bakterienentwicklung zunächst nur an der Sedimentoberfläche auftrat oder bereits eine bodennahe anaerobe Wasserzone vorlag, kann nur bedingt getroffen werden. DREBLER et al. (2007) beschrieben für den Dudinghausener See während der letzten 80 Jahre anoxische Verhältnisse im Hypolimnion. Von daher handelt es sich bei dem Peak um 1919 vermutlich doch um das Vorkommen in einer bodennahen anaeroben Wasserzone. Dennoch können die phototrophen Mikroben weitaus vor dieser Zeit unmittelbar auf der Sedimentoberfläche aufgetreten sein. Denn vor 1922, als der See einen mesotrophen Trophiestatus hatte, lassen zumindest hohe Abundanzen an periphytischen Diatomeen auf hohe Lichteindringtiefen und mögliches photosynthetisches Wachstum in tieferen Wasserschichten schließen (DREBLER et al. 2007).



**Abb. 51:** Pigmente in  $\mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  vom Phytoplankton und phototrophen Bakterien (Okenon, Bchl e) im Sedimentkern vom Dudinghausener See 2001. Sekundärachse zeigt die Altersdatierung des Kerns nach HÜBENER et al. (2002). Fehlender Probenwert bei 25,5 cm, 30,5 cm und 36,5 cm.

Neben dem Okenon konnte auch das Bchl e (Abb. 51) nachgewiesen werden, dessen Spektrum zum damaligen Zeitpunkt der Untersuchung durch DREBLER et al. (2007) unberücksichtigt blieb. Demnach treten, wie im Gültzsee, beide Leitzpigmente der Schwefelbakterien (Okenon und Bchl e) in Erscheinung. Das instabile Bchl e der Chlorobiaceae kann aber erst bei 11 cm Sedimenttiefe nachgewiesen werden, sprich um 1976. Dabei liegt die Konzentration mit  $0,05 \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  deutlich über der Bestimmungsgrenze (LOQ). In den darunterliegenden Schichten konnte das spezifische Absorptionsspektrum nicht detektiert werden. Wie vorab beim Gültzsee, erfolgt das Vorkommen an Bchl e von 11 zu 12 cm Tiefe sehr abrupt und in der obersten Sedimentschicht zeigt sich ein vergleichbares Konzentrationsverhältnis von Okenon und Bchl e. Dabei weist das Okenon eine geringere Konzentration von etwa  $0,006 \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  auf, während das Bchl e mit rund  $0,15 \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  stärker vertreten ist. Jedoch sind beide Konzentrationen im Vergleich mit der Konzentrationshöhe im Gültzsee niedriger. Bchl e umfasst im Dudinghausener See nur Dreiviertel vom Pigmentgehalt im Gültzsee und Okenon sogar lediglich die Hälfte.

Wie beim Gültzsee, wo um 1997 eine erhöhte Okenonkonzentration vorlag, konnte auch im Dudinghausener See für beide Bakterienpigmente ein Konzentrationsanstieg um ca. 1997 nachgewiesen werden. Die Okenonkonzentration steigt auf  $0,013 \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  und auch in der Konzentration vom Bchl e spiegelt sich die Zunahme auf ca.  $0,8 \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  wider. Bereits zuvor um 1978/79 trat ein Okenonpeak von  $0,011 \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  in Erscheinung. Dieser erhöhte Peak äußert sich auch geringfügig im Profil vom Bchl e, dessen Konzentration von  $0,05$  auf  $0,07 \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  anstieg. Höhere Pigmentkonzentrationen lassen auf eine verstärkte Entwicklung dieser Bakterien und demnach auf für sie verbesserte Bedingungen im See schließen. Ihr Wachstum ist abhängig von einem anaeroben Hypolimnion während der Sommerstagnation, mit hohem Sulfidanteil und ausreichendem Lichtangebot. Frühere Untersuchungen belegen, dass der Dudinghausener See im Jahr 1997 infolge einer lang anhaltenden Frostperiode von Januar bis April von einer permanenten Eisschicht bedeckt war (HÜBENER et al. 2002). Für das Jahr 1978/79 liegen keine aufgezeichneten Daten für den Dudinghausener See vor. Dennoch lassen Berichte auf einen harten, langen Winter bis einschließlich Anfang Mai ähnliche Schlussfolgerungen zu. Um einen Zusammenhang zwischen der Dauer einer Eisbedeckung und der möglichen positiven Auswirkung auf das Wachstum der phototrophen Schwefelbakterien zu prüfen, wurden die Eistage der Winter ab 1946 gegen die bakteriellen Pigmente aufgetragen (Abb. 52). In den Tiefen von 23,5 cm sowie 19,5 cm und 10,5 cm steht der Okenonerhöhung jeweils eine größere Anzahl an Eistagen gegenüber. Besonders im Winter 1978/79 (10,5 cm) konnten 106 Eistage nachgewiesen werden. Demzufolge ist ein bestehender Zusammenhang nicht auszuschließen. Für die Okenonzunahme bei 2,5 cm konnte anhand des Profils der Eistage keine längere Winterperiode parallel festgestellt werden, jedoch belegen die Beobachtungen durch HÜBENER et al. (2002) eine anhaltende Frostperiode im Dudinghausener See im Jahr 1997. Da sich die Daten der Eistage auf die Station Barth (Darß-Zingster-Boddenkette) beziehen, ergeben sich eventuell kleinere Abweichungen zu den Eistagen bei Standgewässern. Jedoch kann sich dieser Vergleich nur auf eine Datenbasis vieler vergangener Jahre von speziellen Stationen bzw. Gebiete stützen.



**Abb. 52:** Verhältnis Eistage gegenüber den Bakterienpigmenten Okenon und Bchl e in  $\mu\text{g mg}^{-1}$  TM im Sedimentkern vom Dudinghausener See 2001. Sekundärachse zeigt die Altersdatierung des Kerns nach HÜBENER et al. (2002). Fehlender Probenwert bei 25,5 cm [Quelle der Eistage von der Station Barth (Hafen und Umgebung): Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie Hamburg, Rostock (BSH) – Eisdienst].

Eine dauerhafte Eisbedeckung könnte eine Verschiebung der Entwicklungsphasen vom Phyto- und Zooplankton im Dudinghausener See zur Folge gehabt haben mit daraus resultierenden verbesserten Lichtbedingungen und geringerem Fraßdruck auf die Entwicklung der phototrophen Bakterien. SELIG et al. (2006) verdeutlichten die Chlorophyll a-Konzentrationen und die Phytoplankton-Variabilität im Dudinghausener See für die Jahre 1997 und 1998. Sowohl die Konzentrationswerte von Chlorophyll a als auch die Phytoplanktonbiomassen sind 1997 weitaus geringer als im darauffolgenden Jahr. Besonders zum Zeitpunkt des Auftretens der phototrophen Mikroben (Sommerstagnation) zeigen beide Parameter minimale Anteile. Eine Abnahme der Phytoplanktonbiomasse wirkt sich positiv auf die Lichteindringtiefe aus, was zu besseren Lichtbedingungen für die Bakterien im Hypolimnion führt. Anhand der vorliegenden Sedimentanalyse lässt sich die Hypothese aufstellen, dass

längere Eisbedeckungen der Seen auf die Entwicklung der phototrophen Schwefelbakterien im Hypolimnion positive Auswirkungen haben können, da in diesen Jahren die Phytoplanktonentwicklung beeinträchtigt wird und sich ein daraus resultierender Effekt auf das Zooplankton ergibt.

Diese Hypothese stützt sich auf die Zusammenstellung nachfolgender Untersuchungen. RÜCKER et al. (2004) beschreiben ausgewählte Gewässer des Scharmützelseegebiets bei Eisbedeckung. Infolge einer schnellen Eisbildung war die Phase der Herbstzirkulation für diese Seen nur von kurzzeitiger Dauer. Die Sauerstoffzehrung über dem Sediment wurde schnell erreicht, so dass sich bei lang anhaltender Eisbedeckung und daraus resultierender Winterstagnation über dem Sedimentgrund anoxische Bedingungen einstellten. Die Frühjahrsblüte des Phytoplanktons setzte Winter 2002/03 im Scharmützelsee bereits unter Eis ein. Die Phytoplanktonbiomasse konnte dabei auch einen starken Zuwachs erreichen, jedoch nur bis zur Aufzehrung der Nährstoffe. Aufgrund der Nährstofflimitation folgten der Einbruch in der Phytoplanktonpopulation und ein lang anhaltendes Klarwasserstadium. Dies wäre als Folge der lang anhaltenden Frostperiode von Januar bis April (HÜBENER et al. 2002) denkbar. CAMPBELL & HAASE (1980) erwähnt für einen eisbedeckten See in Pennsylvania (USA), dass die winterlichen Umweltbedingungen zunächst die Eliminierung der großen und nichtbeweglichen Algen bedingen, wie Chrysophyta als auch Algen größer 80 µm. Dagegen hielten die Chlorophyta und Algen kleiner 15 µm höhere Populationsdichten aufrecht. Im Fortschreiten der Eisperiode sank aber auch dieses Volumen. RÜCKER et al. (2004) verweisen zudem auf Phytoplanktonvertreter mit besseren Entwicklungsvoraussetzungen unter Eis (Diatomeen, Chryptophyceen) und einer Verschiebung der Phytoplanktonarten während der Winter-/Frühjahrsperiode. Langanhaltende Eisbedeckung offenbarte neben der verzögerten Entwicklung des Sommerphytoplanktons auch Effekte in deren Entwicklungsabfolge und speziell auf eine zeitlich versetzte Entwicklungsphase der Cyanobakterien. Demnach bedingen längere Eisphasen das geförderte Wachstum spezieller Arten und eine Abschwächung des Sommerplanktons. Damit verbunden ist nicht nur die positive Auswirkung auf das Wachstum phototropher Schwefelbakterien, sondern auch eine zusätzliche Verschiebung der Entwicklungsphase vom Zooplankton, welchem durch das geringe Phytoplanktonangebot ebenfalls eine Limitation und ein Populationszusammenbruch widerfahren. Durch CAMPBELL & HAASE (1980) wurde bereits die Auswirkung der Eisbedeckung auf das Phytoplankton beschrieben, Bei dieser Untersuchung stand der Fraßdruck durch das Zooplankton im Vordergrund. Nach Abnahme der Phytoplanktondichte nutzte das Zooplankton anscheinend Bakterien, Detritus oder Mikroalgen (2 µm) als Nahrung. Zum Ende der Eisbedeckung konnte ein starker Einbruch bei den calanoiden Copepoden festgestellt werden. Dieser beruhte auf dem Mangel an Phytoplankton. Von der Entwicklung des Phytoplanktons unter der Eisdecke ist die Entwicklung des Zooplanktons stark abhängig. Bei einem vermuteten Einbruch der Phytoplanktonbiomasse im Dudinghausener See 1997 ist somit ein daraus resultierender Rückgang des Zooplanktons nicht auszuschließen. Da einige Zooplankter auf phototrophe Bakterien einen Fraßdruck ausüben (Kapitel 2.5), würde sich

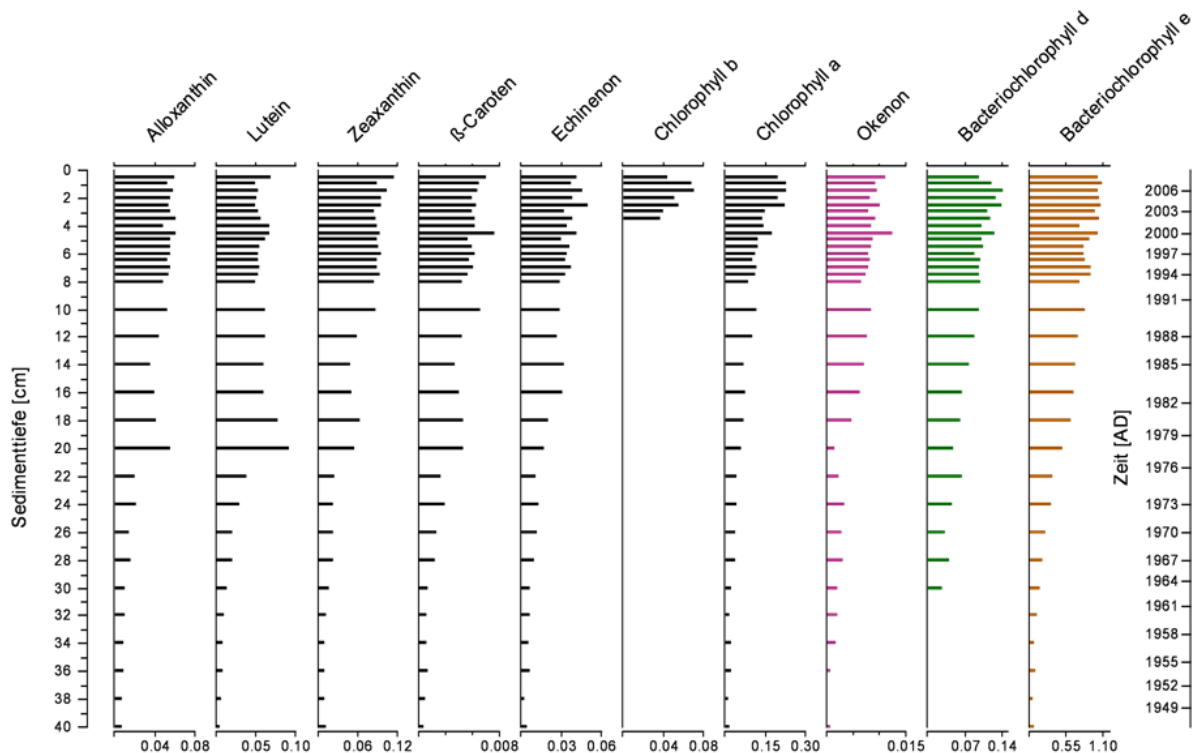


eine Abnahme dieser Zooplanktonarten ebenfalls positiv auf das Bakterienwachstum auswirken.

Neben den Bakterienpigmenten konnten die Carotenoide Lutein, Zeaxanthin und Caroten nachgewiesen werden (Abb. 51). Das Echinenon (Leitpigment der Cyanobakterien), Chlorophyll a und Chlorophyll b (Chlorophyten, Euglenophyten und Trachaeophyten) als weitere Pigmente zeigen ihre hohen Konzentrationen in den oberen Sedimentbereichen. Die Abbauprodukte Phaeophytin a (Pflanzen-/Algendetritus) und Phaeophorbid a (Zooplanktondetritus) kommen im Vergleich zum Chlorophyll a nur in geringen Konzentrationen vor. Von 19 bis 8 cm Sedimenttiefe verweist die Zunahme der Algenpigmente auf eine zunehmende Bioproduktion, dessen Konzentrationen auf eine Trophieerhöhung hindeuten. Mit Ausnahme von Chlorophyll a und Echinenon weisen alle aufgezählten Pigmente einen erhöhten Peak bei 5,5 cm Sedimenttiefe auf, der sich unter Betrachtung der Altersdatierung auf das Jahr 1989/90 bezieht. HÜBENER et al. (2002) veranschaulichten anhand der Untersuchung eines Oberflächenkerns, dass 1989 ein erhöhter TP-Gehalt im Dudinghausener See vorherrschte, welcher mit zunehmender Sedimenthöhe eine abnehmende Tendenz zeigte. Als Ursache dieser Pigmenterhöhung könnte die Umstellung der Landwirtschaft aufgrund der Wiedervereinigung Deutschlands in Betracht gezogen werden. Zeaxanthin sowie Echinenon fungieren als Zeiger für die Zunahme der Cyanobakterien, welche für eutrophe Seen, wie es der Dudinghausener See zu diesem Zeitpunkt war, typisch sind (LEAVITT & HODGSON 2001). Echinenon weist im Gradienten von 15,5 bis 11,5 cm Tiefe einen Rückgang in der Konzentration auf. Dieser Zeitraum umfasst 1969 bis 1976, wo anhand der rekonstruierten Diatomeen-TP-Transferfunktion (HÜBENER et al. 2002) ein starker Abfall der Gesamtposphorkonzentrationen nachgewiesen wird. In diesem Zeitraum lag der Dudinghausener See mal im mesotrophen und mal im schwach eutrophen Bereich, so dass ein Rückgang der Cyanobakterien (Echinenon) auf einen Trophierückgang schließen lässt. Ab 8 cm steigt der TP-Gehalt wieder deutlich auf Werte im eutrophen Bereich, was die Zunahme der Echinenon-Konzentration bekräftigt. Die Konzentration von rund  $0,06 \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  (1,5 cm Tiefe) ist doppelt so hoch wie im mesotrophen Gültzsee. Lutein und Chlorophyll b verdeutlichen die Zunahme der Grünalgen, wobei von 19 bis 8 cm Sedimenttiefe Makrophyten und Euglenophyten im See noch nicht so verbreitet waren (DREBLER et al. 2007). Fucoxanthin (Dinophyta, Bacillariophyta und Chrysophyta) konnte ebenfalls anhand der HPLC detektiert werden (DREBLER et al. 2007). Die Zunahme der Algenpigmente innerhalb der oberen Sedimenthorizonte verdeutlicht die hohe Bioproduktion im Dudinghausener See, was auf eine Erhöhung der Trophieentwicklung schließen lässt.

#### 5.4.1.3 Dagowsee

Für den Dagowsee liegen die Pigmentanalysen mittels HPLC-Analytik aus einem 40 cm Kurzkern vor (Abb. 53).



**Abb. 53:** Pigmente in  $\mu\text{g mg}^{-1}$  TM vom Phytoplankton und phototrophen Bakterien (Okenon, Bchl d und e) im Sedimentkern vom Dagowsee 13.09.2007. Sekundärachse zeigt die Zeitachse laut Quecksilber-Datierung (mündliche Mitteilung LEIPE 2008).

Während im Gültzsee und Dudinghausener See das Auftreten der Chromatiaceae vor den Chlorobiaceae erfolgte, setzten sich im Dagowsee vermutlich zuerst die Chlorobiaceae durch. Eine Konzentration von  $0,0019 \mu\text{g mg}^{-1}$  TM ist für das Okenon erst ab 34 cm Sedimenttiefe nachweisbar. Dieser Horizont ist nach der Altersdatierung (Kapitel 4.3.2) auf das Jahr um 1957 einzuordnen. Bchl e hingegen zeigt bereits ab 40 cm Tiefe detektierbare Konzentrationen oberhalb der Bestimmungsgrenze von  $0,02 \mu\text{g mg}^{-1}$  TM (LOQ), wonach das Bakterienvorkommen der Chlorobiaceae im Dagowsee mindestens seit 1947 besteht. Der Grund liegt anscheinend in der geringen maximalen Tiefe des Dagowsees, welche nur 9,5 m umfasst. In diesem Zusammenhang muss die Hypothese des Limitationsvorteiles der Chlorobiaceae bei der Nutzung des Lichtangebotes diskutiert werden. Die optimalen Bedingungen der Stabilität und Dauer anoxischer Verhältnisse sowie eine ausreichende Sulfidverfügbarkeit scheinen für beide Familien der phototrophen Bakterien gegeben zu sein. Trotz der größeren Unabhängigkeit von der Sulfidkonzentration (ROMERO-VIANA et al. 2010) und der Beweglichkeit ist für die Entwicklung der Chromatiaceae eine ausreichende Lichtintensität der entscheidende Faktor. Ist Qualität und Quantität nicht gegeben, so ist ein Wachstum nicht möglich. ROMERO-VIANA et al. (2010) beschrieben die stärkere Lichtabhängigkeit der Chromatiaceae. In Bezug auf die Lichtansprüche ist von beiden Familien auch zuerst das Auftreten der Chlorobiaceae bekannt (siehe Kapitel 5.1 und 5.2). Änderungen in ihrer Dichte sind meist von der Qualität des Lichtes abhängig (ROMERO-VIANA et al. 2010). Vermutlich kam es infolge der Phytoplanktonentwicklung zu einer anfänglichen Lichtlimitation, welche negative Auswirkungen auf die Entwicklung der

Chromatiaceae hatte. In der Quantität und Qualität des Lichtes wurde jedoch das Spektrum der Chlorobiaceae gedeckt, so dass der Konkurrenzvorteil im Dagowsee auf Seiten dieser Familie der phototrophen Bakterien lag. Eine Lichtlimitierung durch das Phytoplanktonwachstum kann unter derzeitiger Literaturkenntnis wohl als einzige Ursache für die frühzeitige Entwicklung der Chlorobiaceae im Dagowsee diskutiert werden. Wobei man aus der Morphologie und der Tiefe vom Dagowsee zunächst auf ausreichende Lichtbedingungen schließen würde.

Der erste Nachweis der Bakterienpigmente ist zeitlich vergleichbar mit dem Dudinghausener See, wo Okenon ab 1919 dokumentiert wurde. Wie vorab beim Dudinghausener See kann durch die vorliegende Sedimentuntersuchung auch für den Dagowsee nicht eindeutig geklärt werden, zu welchem Zeitpunkt die phototrophen Schwefelbakterien erstmalig aufgetreten sind. Dazu sind Untersuchungen aus einem längeren Sedimentkern und tieferen Schichten erforderlich. Anhand des Kurzkernes kann aber belegt werden, dass die Bakterien im Dagowsee mindestens ab ca. 1947 vorkamen.

Die Detektion von Bchl d als Besonderheit beim Dagowsee wurde bereits im Kapitel 5.1.2 erwähnt, wodurch er sich deutlich von den beiden anderen Seen abhebt. Die Bestimmungsgrenze (LOQ) von Bchl d liegt schon bei 30 cm Sedimenttiefe, wo laut Altersbestimmung das Jahr 1963 datiert wurde. Entweder ist das Pigment deutlich instabiler als Bchl e oder es lässt die Schlussfolgerung zu, dass zu diesem Zeitpunkt ein Wechsel innerhalb der Bakteriendiversität erfolgte. Ebenfalls konnte wie zuvor beim Bchl e im Gültzsee und Dudinghausener See in den darunterliegenden Sedimentschichten weder Konzentrationen oberhalb der Nachweisgrenze (LOD) noch das spezifische Absorptionsspektrum dieses Pigments detektiert werden. Die Konzentrationen aller Bakterienpigmente weisen in den oberen Horizonten eine Konzentrationszunahme auf. In der Sedimenttiefe von 4,5 cm (ca. 2000) ist ein erhöhter Peak festzustellen, während in 4 cm Tiefe ein kurzzeitiger Einbruch erfolgt. Die Ursachen dafür sind nicht bekannt und können im Rahmen dieser Arbeit nicht geklärt werden. Nach der Altersdatierung befindet sich 1997 in ca. 5,5 bis 6 cm Sedimenttiefe. Ein ausschlaggebender Peak infolge eines längeren Eiswinters, wie beim Dudinghausener See diskutiert, ist in diesem Profil nicht ersichtlich. Es zeigt sich lediglich ein leichter Anstieg aller Pigmentkonzentrationen. Da der Dagowsee eine höhere Sedimentationsrate aufweist und somit vor allem auch mehr Phytoplankton sedimentiert als in den beiden anderen Seen, ist dieser Effekt vielleicht bei einer Untersuchung des Sedimentkernes in 1 cm-Schritten nicht nachweisbar. Im Verhältnis der drei Bakterienpigmente zueinander ist die Konzentration von Bchl e ( $1,034 \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$ ) am höchsten gefolgt von Bchl d. Der Anteil an Bchl e beträgt den 5- bis 7-fachen Wert der Konzentration von den beiden anderen Seen. Im Dagowsee bestehen vermutlich optimale Bedingungen für eine bessere Entwicklung der Chlorobiaceae, welche bezogen auf die Tiefe des Sees die Lichtqualität für ihren Vorteil nutzen können. Die Chromatiaceae erzielen trotz geringerer Wassertiefe zu den anderen Seen vergleichbare Konzentrationen im Pigmentanteil ( $0,011 \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$ ), d.h. vermutlich wirkt sich ihre spezielle Anpassung an Lichtqualität und -quantität auf das Wachstum limitierend aus.

Alle nachgewiesenen Phytoplanktoncarotenoide (Alloxanthin, Lutein, Zeaxanthin,  $\beta$ -Caroten, Echinenon) und Chlorophyll a sind innerhalb des gesamten 40 cm langen Sedimentkerns detektierbar. Die Konzentrationen an Zeaxanthin und Echinenon nehmen in den oberen Horizonten zu. Ein Anstieg der Konzentrationen belegt die Zunahme der Cyanobakterien, welche für eutrophe Seen charakteristisch sind (LEAVITT & HODGSON 2001). Demzufolge kennzeichnen sie die Trophieentwicklung im See, welcher nach aktuellem Stand als eutroph eingestuft wird. Die Konzentrationen an Alloxanthin (Cryptophyceae) und Lutein liegen höher als im Gültzsee und im Dudinghausener See, wobei für den Letzteren kein Alloxanthin beschrieben wurde. Lutein und Chlorophyll b verdeutlichen das Vorkommen von Grünalgen. In 20 cm Sedimenttiefe ist eine erhöhte Luteinkonzentration von  $0,09 \mu\text{g mg}^{-1}$  TM messbar. Diese Sedimenttiefe wird mit dem Jahr 1978 datiert. Ob da ein Zusammenhang mit dem langen Winter 1978/79 besteht, kann infolge der geschätzten Altersdatierung nicht als bewiesen angesehen werden. Beim  $\beta$ -Caroten (alle Algen) als auch Alloxanthin ist ebenfalls eine Konzentrationserhöhung festzustellen. Bei der Betrachtung der Bakterienpigmente zeigt sich für Okenon und Bchl d dagegen eine Konzentrationsabnahme. Als Ursache hierfür kann das verstärkte Phytoplanktonwachstum angenommen werden, welches zu verschlechterten Lichtbedingungen und somit geringeren Bakterienwachstum im Hypolimnion führt. Vermutlich kam es im Dagowsee nicht wie im Dudinghausener See zum Einbruch der Phytoplanktonpopulation aufgrund einer langen Eisphase, sondern zum rechtzeitigen Ende der Eisbedeckung und zum Bestehen einer stark entwickelten Phytoplanktondichte. Chlorophyll b (Chlorophyten, Euglenophyten und Trachaeophyten) ist, wie im Dudinghausener See, auch in diesem See nachweisbar, jedoch nur ab 3,5 cm Tiefe aufwärts. Entweder die Konzentrationen in den unteren Sedimenttiefen waren so gering, dass ein schneller Abbau dieses instabilen Pigments einen Nachweis verhinderte oder um ca. 2001/02 führte eine Veränderung im See zum vermehrten Wachstum bestimmter Grünalgen. Die Ursache dafür kann in dieser Arbeit nicht benannt werden. In 4,5 cm Sedimenttiefe (ca. das Jahr 2000) sind neben den erhöhten Bakterienpigmentkonzentrationen auch erhöhte Konzentrationen der phytoplanktischen Pigmente zu erkennen. Deutlich erhöht sind  $\beta$ -Caroten, Echinenon und Chlorophyll a. In 4 cm Tiefe erfolgt wie bei dem Okenon und den Bacteriochlorophyllen ein Konzentrations-einbruch, insbesondere für Alloxanthin und Echinenon erkennbar. Fucoxanthin war innerhalb des gesamten Sedimentkerns nicht nachweisbar.

#### 5.4.1.4 Zusammenfassung der Pigmentanalyse

Den Ergebnissen der bakteriellen Pigmentanalyse in den Sedimenten zur Folge traten die phototrophen Bakterien im Gültzsee um 1731, im Dudinghausener See mindestens ab 1919 und im Dagowsee mindestens ab 1947 in Erscheinung. Auch wenn für den Dudinghausener See und Dagowsee nicht ausgeschlossen werden kann, dass diese Bakterien bereits früher auftraten, so belegen die Konzentrationsverhältnisse der Bakterienpigmente Okenon und Bchl e das zeitlich versetzte Auftreten der Bakterien innerhalb aller drei Seen. Dabei entwickelten sich die Chromatiaceae im Gültzsee 70 Jahre und im Dudinghausener See mindestens 60 Jahre früher als die Chlorobiaceae. Ursache hierfür könnte deren bessere

Sulfidanpassung und Beweglichkeit innerhalb der Wassersäule sein. Im Fall vom Gültzsee können zusätzlich Wasserstandsschwankungen positive Auswirkungen auf die Entwicklung der lichtsensitiveren Chromatiaceae gehabt haben. Im Gegensatz zu den beiden anderen Seen setzten sich im flacheren Dagowsee hingegen zeitlich gesehen zuerst die Chlorobiaceae durch, da sie anscheinend bei erhöhtem Phytoplanktonwachstum und daraus resultierender Lichtlimitation gegenüber den Chromatiaceae einen Vorteil besaßen.

Auch rezent zeigt sich ein deutlicher Konkurrenzvorteil der Chlorobiaceae im Dagowsee (Tab. 24). Dort kann eine 5- bis 7-fach höhere Bchl e-Konzentration gegenüber dem Gültzsee und Dudinghausener See nachgewiesen werden. Die Okenonkonzentration vom Dagowsee ist vergleichbar mit der vom Gültzsee, während der Dudinghausener See deutlich geringere Konzentrationen aufweist.

**Tab. 24:** Konzentration in  $\mu\text{g mg}^{-1}$  TM an Okenon, Bchl d und e an der Sedimentoberfläche im Gültzsee 2008, Dudinghausener See 2001 und Dagowsee 2007.

	Sedimenttiefe [cm]	Okenon	Bchl d	Bchl e
<b>Gültzsee</b>	1	0,0106	/	0,2131
<b>Dudinghausener See</b>	0,5	0,0060	/	0,1503
<b>Dagowsee</b>	0,5	0,0113	0,0972	1,0342

Betrachtet man speziell die Chromatiaceae, so lässt sich anhand des Pigments Okenon erkennen, dass die phototrophen Mikroben im Gültzsee deutlich früher auftraten als in den beiden anderen Seen (Tab. 25).

**Tab. 25:** Okenonkonzentration in  $\mu\text{g mg}^{-1}$  TM für ausgewählte Sedimenttiefen mit Jahresdatierung im Gültzsee, Dudinghausener See und Dagowsee. Bestimmungsgrenze (LOQ) wurde fettgedruckt.

Sedimenttiefe	Gültzsee 2008		Dudinghausener See 2001		Dagowsee 2007	
	Okenon	Jahr	Okenon	Jahr	Okenon	Jahr
0,5 cm	0,0106	2008	0,0060	2001	0,0113	2007
20 cm	0,0046	1906	0,0034	1961	0,0016	1978
34 cm	0,0026	1835	0,0022	1933	<b>0,0018</b>	<b>1957</b>
40 cm	0,0025	1805	0,0009	1921	0,0007	1947
41 cm	0,0023	1800	<b>0,0011</b>	<b>1919</b>	kein Wert vorhanden	
51 cm	<b>0,0012</b>	<b>1731</b>	kein Wert vorhanden		kein Wert vorhanden	

Für 1731 konnte bereits eine Okenonkonzentration von  $0,0012 \mu\text{g mg}^{-1}$  TM detektiert werden. Eine ähnlich hohe Konzentration wurde im Dudinghausener See erst ab 1919 nachgewiesen. Zu dieser Zeit betrug die Konzentration im Gültzsee bereits über  $0,0046 \mu\text{g mg}^{-1}$  TM. Der erste Okenonnachweis im Dagowsee war sogar erst für 1957 möglich. In den darunterliegenden Sedimenthorizonten lagen die Konzentrationen noch unterhalb der Bestimmungsgrenze (LOQ), wie in Tabelle 25 zu erkennen. In den beiden anderen Seen erreichten die Konzentrationen zu diesem Zeitpunkt hingegen Werte von  $0,007 \mu\text{g mg}^{-1}$  TM (Gültzsee) sowie  $0,003 \mu\text{g mg}^{-1}$  TM (Dudinghausener See). Die starken Konzentrations-

unterschiede vom Okenon belegen die zeitlich unterschiedliche Entwicklung dieser phototrophen Bakterien in den drei Seen. In den letzten Jahren waren dagegen die Konzentrationen an Okenon im Gültzsee und Dagowsee vergleichbar, während im Dudinghausener See nur kurzzeitig (ca. 1997 bis 1999) analoge Konzentrationen detektiert wurden.

Starke Diversität in der zeitlichen Entwicklung phototropher Bakterien werden auch durch die Analyse vom Bchl *e* aufgezeigt (Tab. 26). Im Gültzsee traten die Chlorobiaceae um 1800 in Erscheinung. Im Dagowsee konnte das Vorkommen erstmals für 1947 detektiert werden. Zu dieser Zeit wurde im Gültzsee bereits eine Konzentration von rund  $0,086 \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  erreicht. Im Dudinghausener See war ein Nachweis erst ab 1976 möglich, wo in den beiden anderen Seen bereits Bchl *e*-Konzentrationen über  $0,07 \mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  vorlagen. Anscheinend haben sich frühzeitig günstige Begebenheiten im Gültzsee eingestellt, die für das Auftreten der Mikroben entscheidend waren. Als Hypothese wurde die Verlagerung der phytoplanktischen Produktion genannt. Infolge abnehmender Trophieverhältnisse im Gültzsee stellt sich über den Sommer Nährstoffknappheit im Epilimnion des Sees ein, worauf die Phytoplankter speziell die Cyanobakterien in untere Regionen der Wassersäule ausweichen, um dort den Nährstoffpool zu nutzen. Die Pigmentanalyse im Gültzsee (Abb. 50) zeigte eine positive Korrelation der bakteriellen als auch phytoplanktischen Pigmente. Demnach konnten bei erhöhten Phytoplanktonkonzentrationen keine negativen Auswirkungen auf die Bakterienpigmente festgestellt werden. Dieses synchrone Verhältnis konnte nur im Gültzsee nachgewiesen werden und nicht in den beiden anderen Seen. Des Weiteren waren die Konzentrationen an phytoplanktischen Pigmenten im Gültzsee allgemein gering.

**Tab. 26:** Konzentration von Bchl *e* in  $\mu\text{g mg}^{-1} \text{ TM}$  für ausgewählte Sedimenttiefen mit Jahresdatierung im Gültzsee, Dudinghausener See und Dagowsee. Bestimmungsgrenze (LOQ) wurde fettgedruckt.

Sediment- tiefe	Gültzsee 2008		Dudinghausener See 2001		Dagowsee 2007	
	Bchl <i>e</i>	Jahr	Bchl <i>e</i>	Jahr	Bchl <i>e</i>	Jahr
0,5 cm	0,213	2008	0,150	2001	0,207	2007
11,5 cm	0,086	1949	<b>0,052</b>	<b>1976</b>	0,158	1989
20 cm	0,065	1906	0	1961	0,102	1978
40 cm	0,027	1805	0	1921	<b>0,018</b>	<b>1947</b>
41 cm	<b>0,034</b>	<b>1800</b>	0	1919	kein Wert vorhanden	

Die Trophieentwicklung aller drei Seen kann anhand der phytoplanktischen Pigmente dargestellt werden. Der mesotrophe Zustand vom Gültzsee zeigte sich besonders in der geringen Echinenonkonzentration (Cyanobakterien). Diese war um die Hälfte geringer als die Konzentrationen im Dudinghausener See und im Dagowsee. Die Entwicklung der Cyanobakterien trat in diesen beiden eutrophen Seen stärker in Erscheinung, was auf eine mögliche Lichtlimitation für die phototrophen Bakterien schließen lässt. Der Gültzsee zeichnete sich generell durch geringe Konzentrationen an phytoplanktischen Pigmenten und demzufolge verminderter Phytoplanktonentwicklung aus. Die vorherrschenden Trophieverhältnisse haben

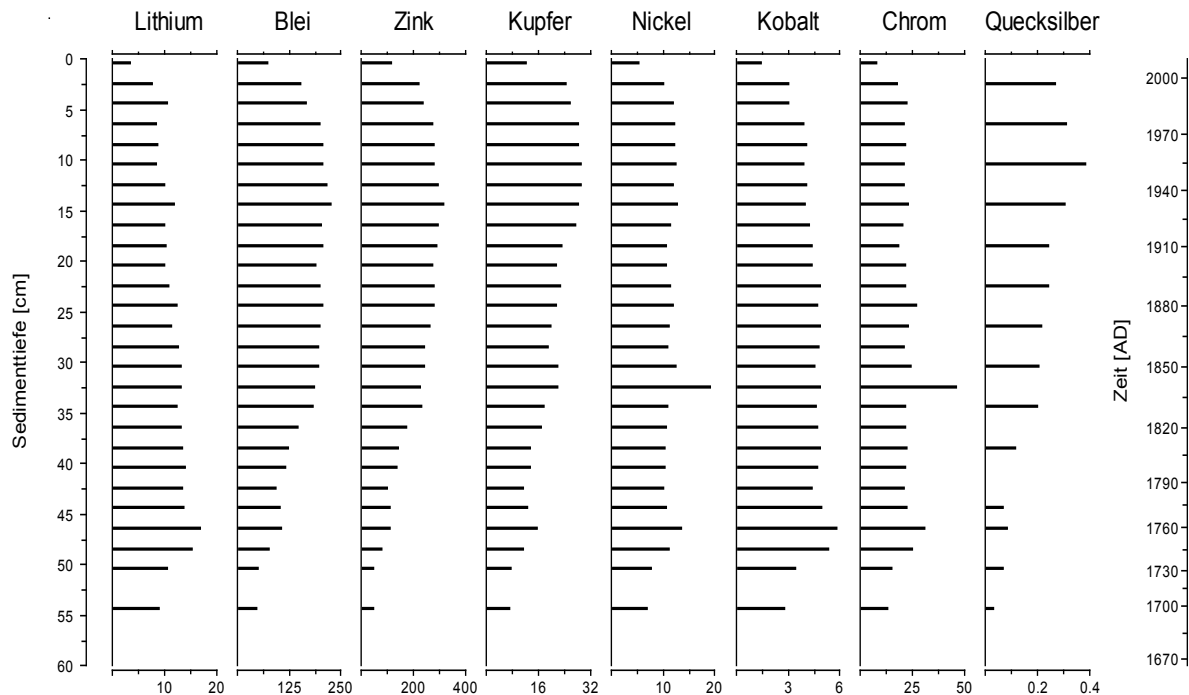
die frühere bakterielle Entwicklung im Gültzsee anscheinend begünstigt. Zwar konnten temporäre Konzentrationseinbrüche aller bakteriellen und phytoplanktischen Pigmente im Gültzsee nachgewiesen werden, jedoch resultieren diese vermutlich aus einer Störung des Nährstoffpools und Änderung des Chemismus vom See infolge lang anhaltendem Winter sowie klimatischen Veränderungen und dem Fraßdruck durch Zooplankton. Längere Winterphasen mit anhaltender Eisbedeckung erzielten im Dudinghausener See hingegen besonders um 1997 einen positiven Effekt auf das Bakterienwachstum und führten zur Verschiebung der Entwicklungsphasen vom Phyto- und Zooplankton. Die Ergebnisse der Pigmentanalyse erzielten nicht nur die zeitliche Einordnung des Bakterienauftretens, sondern gaben auch Hinweise auf unterschiedliche Wachstumsphasen als Folge klimatischer Veränderungen sowie Effekte der Nährstoffknappheit.

#### 5.4.2 Nachweis der Metallgehalte in den Sedimentkernen

Anhand der Pigmentanalyse gelang der Nachweis beider Familien der phototrophen Schwefelbakterien im Sediment. Um weitere Informationen darüber zu erlangen, warum ab diesem Zeitpunkt diese phototrophen anaeroben Bakterien auftraten und warum es zeitweise zum Konkurrenzvorteil einer der beiden Familien kam, wurden parallel zu den Pigmentanalysen die Metallgehalte in den Sedimentschichten untersucht. Diese Metalle können als Indikatoren für Umweltveränderungen fungieren und sowohl Veränderungen im Einzugsgebiet als auch im See selbst charakterisieren. So fungieren Aluminium und Lithium als Anzeiger für erogene (erosive) Veränderungen im Einzugsgebiet. Interessant für die Untersuchungen der phototrophen Schwefelbakterien ist das Verhältnis von Mangan zu Eisen bzw. zu Kalzium ( $\text{Fe/Mn}$  oder  $\text{Fe/Ca}$ ), welches Veränderungen im Sauerstoff-Verhältnis anzeigt (DREBLER et al. 2007) und somit einen relevanten Faktor für den Vergleich mit den durchgeführten Pigmentanalysen darstellt.

Die Abbildung 54 zeigt die Metallgehalte in den oberen 60 cm Sediment vom Gültzsee, wodurch die letzten 800 Jahre rekonstruiert werden können. Eine durchgeführte Pb/Cs-Datierung (KLAMT 2009, SELIG et al. 2009) erzielte hinsichtlich einer Altersbestimmung keine eindeutigen Ergebnisse, da durch Vermischungen des Oberflächensediments infolge der wässrigen Konsistenz als auch der geringen Seetiefe und insbesondere durch die Probennahme selbst anscheinend Unsauberkeiten im Cs-Peak hervorgerufen wurden. Dennoch würde die kalkulierte Sedimentationsrate von 0,4 cm die These untermauern, dass der Cs-Maximalwert bei 6 cm den Reaktorunfall in Tschernobyl 1986 repräsentiert. Eine Pollenanalyse durch KLAMT (2009) konnte zwischen 66 und 54 cm aus dem Rückgang der Getreidepollen eine Phase geringer menschlicher Nutzung im Umfeld des Sees nachweisen. Aufgrund der geringen Bevölkerungsdichte sowie erster Kriegsberichte der Region aus dem Jahr 1627 (ENGEL 1934) fand eine zeitliche Zuordnung auf den 30-jährigen Krieg (1618-1648) statt. Lithium als konservatives, geogenes Element zeigt bis 46 cm Tiefe einen Anstieg auf einen Gehalt von  $17 \text{ mg kg}^{-1} \text{ TM}$ , der mit weiterer zunehmender Sedimenthöhe auf rund  $4 \text{ mg kg}^{-1} \text{ TM}$  kontinuierlich absinkt. Mittels der Pollenanalyse wurde dieser Zeitraum der starken Zunahme zwischen 1730 und 1860 datiert, wo die Waldrodung im Umfeld

des Sees durch die Existenz einer Glashütte zur anthropogenen Störung führte (KLAMT 2009, SELIG et al. 2009). Nach 1860 erfolgte die Wiederaufforstung um den Gültzsee. Die Rekonstruktion anhand der Pollen- und Diatomeenanalyse zeigte für den Gültzsee eine unterschiedliche Nutzung des Einzugsgebietes über die letzten 800 Jahre, wonach Besiedlungseinflüsse gekoppelt mit Rodungsaktivitäten unterschiedliche Trophieverhältnisse im See zur Folge hatten (SELIG et al. 2009).

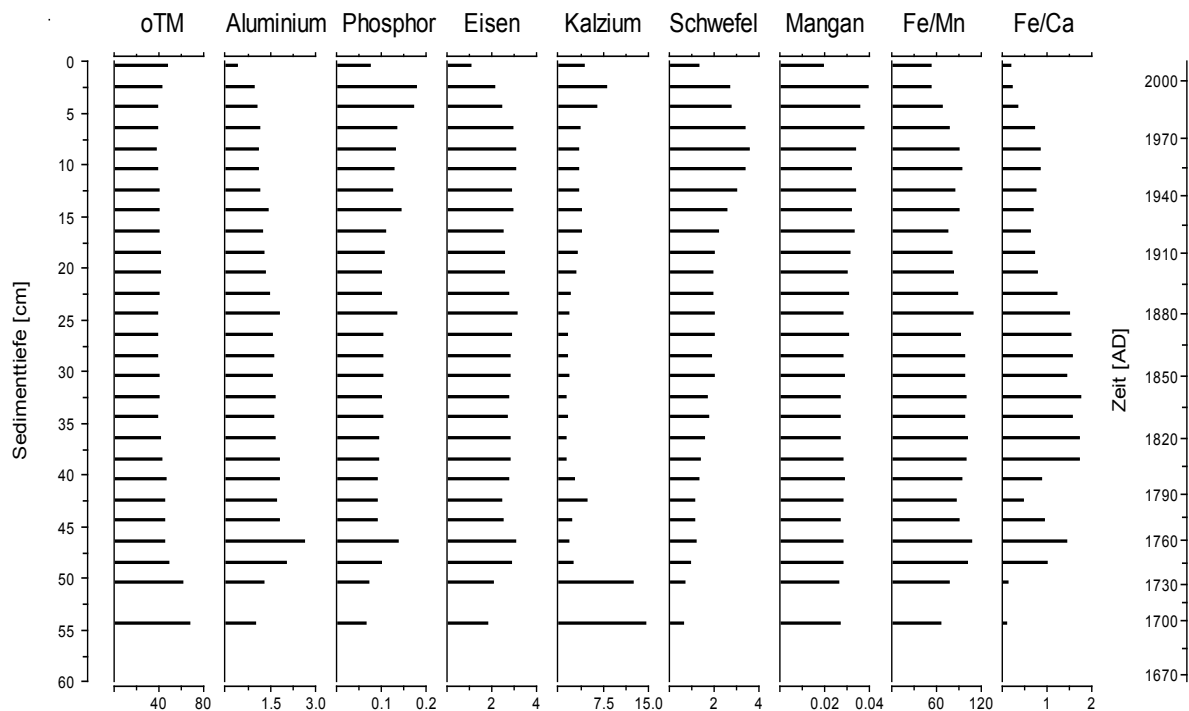


**Abb. 54:** Ausgewählte Schwermetalle in  $\text{mg kg}^{-1}$  TM aus dem Sedimentkern vom Gültzsee 15.07.2008. Sekundärachse zeigt die Altersdatierung des Kerns nach SELIG et al. (2009).

Die Kurvenverläufe der Schwermetalle Blei und Zink zeigen bei etwa 14,5 cm das Maximum im Gradientenverlauf. Für Blei liegt der Gehalt bei  $231 \text{ mg kg}^{-1}$  TM. Der Zinkanteil beträgt sogar  $324 \text{ mg kg}^{-1}$  TM. Die Schwermetalle dienen auch als Zeiger für das Ende der 1970-iger Jahre in Mitteleuropa, wo die höchsten Metallbelastungen der Gewässer zu verzeichnen waren (in der ehemaligen DDR zu späterer Zeit). Auch bei Kupfer kann ein starker Kurvenanstieg ab 24 cm aufwärts festgestellt werden. Wie die anderen Schwermetalle zeigt auch Kupfer die höchste Konzentration (Metallbelastung) bei ca. 12,5 cm mit  $29 \text{ mg kg}^{-1}$  TM. Die Auswirkungen des Mauerfalls und dem industriellen Einbruch der damaligen DDR sind vermutlich Auslöser der Konzentrationsabnahme innerhalb der oberen 8 cm. Infolgedessen wurde hier eine Datierung auf ca. 1990 angenommen. Der Gradientenverlauf vom Nickel ist mit dem vom Chrom identisch. Das Maximum beider Elemente liegt bei 33 cm Tiefe und umfasst für Nickel etwa  $19 \text{ mg kg}^{-1}$  TM, während der Chromgehalt sogar  $46 \text{ mg kg}^{-1}$  TM beträgt. Quecksilber zeigt einen ähnlichen Kurvenverlauf zum Blei und Zink. Bei einer Sedimenttiefe von 10 cm wurde der maximale Gehalt an Quecksilber von rund  $0,39 \text{ mg kg}^{-1}$  TM gemessen. Der Anstieg an Schwermetallen im Sediment kennzeichnet die anthropogene Belastung, welche die atmosphärischen Einträge der letzten rund 200 Jahren in



den Seen Mitteleuropas charakterisiert. Weitere Metallgehalte und -verhältnisse sind der Abbildung 55 zu entnehmen.



**Abb. 55:** Prozentuale Anteile der organischen Trockenmasse (oTM) sowie einzelner Elemente aus dem langen Sedimentkern vom Gültzsee 15.07.2008 [Fe/Mn – Eisen/Mangan-Ratio, Fe/Ca – Eisen/Kalzium-Ratio]. Sekundärachse zeigt die Altersdatierung des Kerns nach SELIG et al. (2009).

Ein Erosionsanzeiger stellt Aluminium dar, welches wie Lithium ein geogenes Element ist und ein sehr analoges Tiefenprofil aufweist. Von 55 bis 46 cm Tiefe ist ein Anstieg auf 2,7 % festzustellen, während im weiteren Verlauf zur Oberfläche eine stetige Abnahme erfolgt, d.h. der mineralische Eintrag in den See verringert sich durch zunehmende Bodenstabilität und reduzierte Erosionserscheinungen. Nach 1830 setzte nachweislich die Aufforstung des Ackerlandes ein (VON OEYNHAUSEN 1903, KLAMT 2009). Vermutlich hatte dies eine Reduktion der Nährstoffbelastung als auch bessere Sichtverhältnisse im See zur Folge. Die gemessenen Eisengehalte zeigen von 48 bis 8 cm höhere Konzentrationen, welche ab 8 cm bis zur Oberfläche deutlich abnehmen. Die Kalziumkonzentration weist deutlich geringere Werte auf. Eine Konzentrationsabnahme verdeutlicht ein scharfer Einbruch bei ca. 50 cm. Diese plötzliche Veränderung um rund 1730 geht zeitlich einher mit dem Anstieg der Schwermetallbelastung durch die industrielle Produktion in Europa, wobei aufgrund des Waldeinzugsgebietes keine Auswirkungen auf den Gültzsee bestehen sollten. Eher wird vermutet, dass die Waldrodung um 1731 durch die Glashütte eine Auswirkung auf den See hatte (WEIDERMAN 1999). Die Rodung des Einzugsgebiets führte zur Flächenerosion in den See und somit zu einer Zunahme des Eintrags. Der erhöhte Lithiumpeak geht mit dem starken Abfall in der Kalziumkonzentration einher. Bisweilen gibt es jedoch keine fundierte Erklärung, die den deutlichen Rückgang des Kalziums begründen könnte. In Betracht lassen sich Temperatur- oder Trophieveränderung ziehen, denn anhand von Diatomeenuntersuchungen wurden die

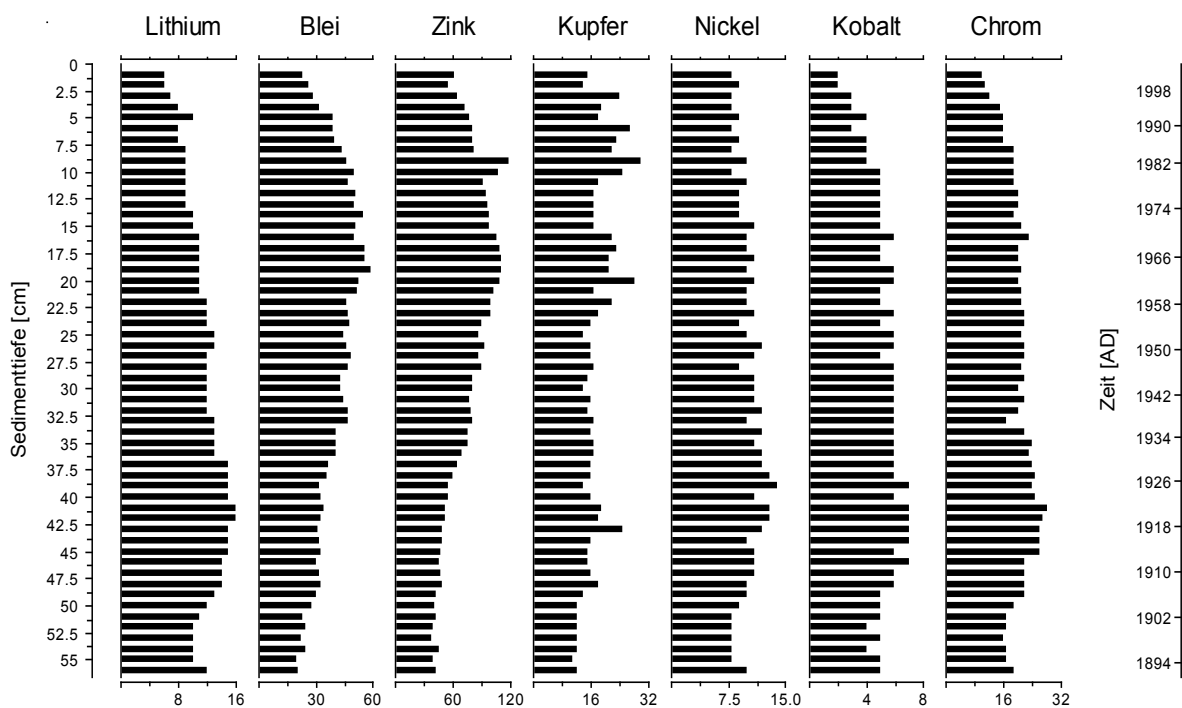
höchsten Trophiewerte zum Zeitpunkt des Kalziumeinbruchs bei 50 cm rekonstruiert (SELIG et al. 2009). Die starke Abnahme im Kalkgehalt spricht für große Veränderungen im Chemismus vom Gültzsee, d.h. Änderungen des pH-Werts, starker Rückgang von Characeenbeständen sowie einem Wechsel in benthischer und planktischer Produktion. Eine Erhöhung der Trophiewerte erfolgt bei Zunahme der planktischen Diatomeen gegenüber Abnahme der benthischen Diatomeen, was mit einer Reduktion der Lichteindringtiefe verbunden mit der Abnahme von Makrophytenabundanzen ist. Eine stetig steigende planktische Diatomeenzahl kann nach WOLIN & DUTHIE (1999) als Anzeiger für Schwankungen im Wasserspiegel fungieren, worauf bereits im Kapitel 5.4.1 eingegangen wurde. Der Schwefelgradient zeigt in den oberen Sedimentschichten ab 15 cm aufwärts die höchsten Werte (Abb. 55). Das Maximum an Schwefel trat bei 8 cm in Erscheinung und ist mit 3,6 % für limnische Verhältnisse sehr hoch. Der Schwefeleintrag geht wohlmöglich aus der sauren Deposition (sauren Regen) hervor und verstärkt sich durch die Schwefelanreicherung in den phototrophen Mikroorganismen. Die Art der Bindungsform des akkumulierten Schwefels im Sediment soll durch weitere wissenschaftliche Untersuchungen analysiert werden. Mangan als ein weiteres redoxsensitives Element korreliert mit dem Phosphorgradienten und zeigt nur wenig Veränderung.

Der See hatte nicht immer mesotrophe Verhältnisse. Während mäßiger slawischer Siedlungseinflüsse (7. bis 12. Jahrhundert) wurde ein eutropher Referenzzustand erreicht. Infolge massiver Rodungsaktivitäten zur deutschen Besiedelung im 13./14. Jahrhundert stellten sich ebenfalls eutrophe Verhältnisse ein. Ein starker TP-Anstieg erfolgte nach längerem mesotrophen Zustand in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts mit neuerlichen Rodungsintensivierungen. Dieser letzte eutrophe Zustand erschien bei der Rekonstruktion der Gesamtposphor-Konzentrationen im Freiwasser (SELIG et al. 2009) in 48 cm Sedimenttiefe. Bei der Betrachtung der Metallgehalte zeigt sich mit Ausnahme von Quecksilber und Schwefel bei allen Elementen eine Schwankung im Profil. Ab dem beginnenden 19. Jahrhundert erreichte der Gültzsee nach Aufforstung einen stabilen mesotrophen Zustand. Eine Abnahme in der Konzentration der Metallgehalte vom Lithium, Aluminium, Kobalt, Nickel und Chrom geht mit dieser Trophieentwicklung einher, wobei die zunehmenden Gehalte der anderen Metalle das Gegenteil behaupten.

Ein Indiz für die Veränderung der oxischen Verhältnisse können die Fe/Mn- und Fe/Ca-Ratio geben (DREBLER et al. 2007). Eine Charakterisierung der Sauerstoffverhältnisse im Hypolimnion lässt sich im Fe/Ca-Gradient des Gültzsees weniger feststellen, wobei beim Fe/Mn-Verhältnis eine stufenartige Abnahme bei 25 cm und nach einer „Erholungsphase“ ab 10 cm diskutierbar wäre. Folgt man der Argumentation der oben zitierten Autoren, so kommt es zweimal zur verstärkten Ausprägung von anaeroben Verhältnissen im Hypolimnion. Zeitlich würde dies um ca. 1930-1940 und ca. 1985 einzuordnen sein (nach  $^{210}\text{Pb}$ -Datierung). Anhand der Metallratios ist zu vermuten, dass seit rund 80 Jahren eine permanente Anoxie im Hypolimnion des Gültzsees vorherrschte. Ab 1731 sind bei beiden Metallratios stärkere Veränderungen im Gradienten festzustellen, welche bereits ab diesem Zeitpunkt auf wechselnde Sauerstoffverhältnisse im Hypolimnion schließen lassen. Dies deckt sich mit den

Ergebnissen der Pigmentanalyse, wonach das Vorkommen phototropher Schwefelbakterien auf 1731 datiert wurde. Mit dem Auftreten der Bakterien ändern sich auch die Metallratios.

Für den Dudinghausener See erfolgte die Bestimmung der Metallgehalte bereits 2000 im Rahmen eines Forschungsprojektes (HÜBENER et al. 2002). Die Ergebnisse standen für die Auswertung zur Verfügung (Abb. 56). Anhand der  $^{210}\text{Pb}$ - und  $^{137}\text{Cs}$ -Datierung dokumentiert der 60 cm lange Sedimentkern einen Zeitraum über 100 Jahre. Im Sedimentkern wurde der Atombombeneffekt, bedingt durch Atombombenversuche der 50er und 60er Jahre, infolgedessen die Atmosphäre mit Cäsium-137 angereichert wurde, nachgewiesen (HÜBENER et al. 2002). Das Reaktorunglück in Tschernobyl 1986 konnte jedoch nicht über die Cs-Messungen belegt werden.



**Abb. 56:** Ausgewählte gewogene Elemente sowie Schwermetalle in  $\text{mg kg}^{-1}$  TM aus dem Sedimentkern vom Dudinghausener See 2000. Sekundärachse zeigt die Altersdatierung des Kerns (Datenquelle HÜBENER et al. 2002).

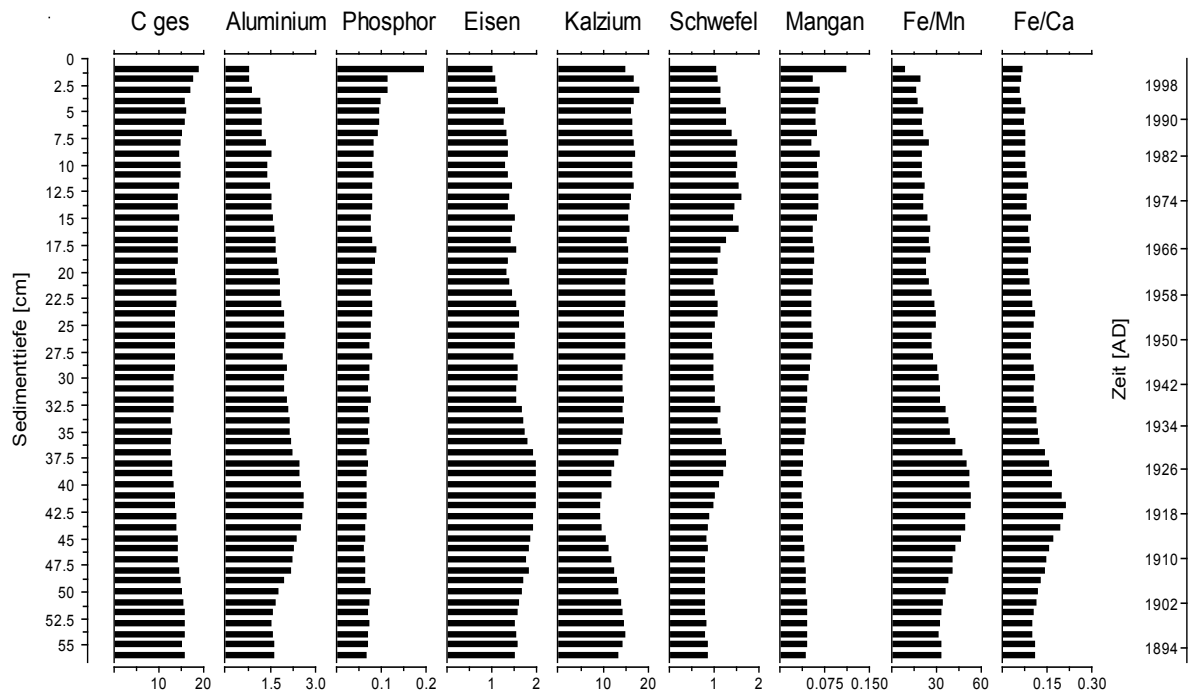
Lithium, Kobalt und Chrom zeigen einen analogen Verlauf im Profil des Sedimentkerns. Von 56 bis 41 cm Sedimenttiefe nehmen die Konzentrationen stetig zu, während anschließend bis zur Oberfläche eine abnehmende Tendenz eintritt. Dies lässt auf Rodungen im Einzugsgebiet mit anschließender Aufforstung bzw. Neubildung eines Waldes schließen. Die Pollenanalyse (HÜBENER et al. 2002) weist für diesen Zeitraum einen Anstieg anthropogener Aktivitäten (*Plantago*, *Cruciferae* etc.) sowie der Eutrophierung (*Pediastrum*) auf, welche zur Sedimentoberfläche hin absinken. Bis 17,5 cm steigen die Gehalte von Blei als auch Zink um die Hälfte an und sinken anschließend innerhalb der oberen Sedimenthorizonte. Die deutliche Konzentrationsabnahme kann als ein Effekt der Industrialisierung Mitteleuropas seit ca. 150 Jahren angesehen werden. Beim Kupfer ist wie beim Zink ein maximaler Gehalt bei

rund 8 cm nachzuweisen. Im gesamten Verlauf sind vereinzelt Schwankungen festzustellen, welche von fünf erhöhten Peaks geprägt sind. Nickel zeigt ein Maximum ähnlich wie Lithium, Kobalt und Chrom zwischen 42 und 37 cm Tiefe.

Infolge von Veränderungen im Sauerstoffverhältnis des Hypolimnions liegen an der Sediment-Wasser-Kontaktzone (die obersten 2 cm Sediment) erhöhte Konzentrationen an Kohlenstoff, Phosphor und Mangan vor, während für Aluminium und Eisen abnehmende Werte festgestellt werden (Abb. 57). Die Bindungspartner Aluminium und Phosphor korrelieren negativ miteinander. Bei 42,5 cm liegt das Maximum an Aluminium mit rund 3 %. Parallel dazu ist der Phosphoranteil äußerst gering. Während des phosphorreichen Abschnitts an der Sedimentoberfläche zeigt der Aluminium-Gehalt eine deutliche Abnahme. Erhöhte Metallkonzentrationen in den unteren Kernabschnitten beruhen meist auf Siedlungsaktivitäten im Einzugsgebiet oder Wasserstandsschwankungen (HÜBENER et al. 2002). Aluminium als erdgebundenes Element lässt Aussagen über Erosionserscheinungen zu, wonach um 1918 Rodungen infolge erhöhter Konzentrationen stattfanden. Reduzierte exogene Mineraleinflüsse angesichts geringerer Erosionen belegen dagegen die abnehmenden Aluminiumkonzentrationen von 30 bis 20 cm Tiefe. Infolgedessen können sich im Einzugsgebiet eine Reduktion der Landwirtschaft und verringerte Nährstoffbelastung eingestellt haben, mit Einfluss auf eine Abnahme in der Trophieentwicklung des Sees. Diese These stützt ebenfalls die zeitgleich abnehmende Eisenkonzentration, dessen Gradient annähernd mit Aluminium vergleichbar ist. Als möglichen Grund für die eingeschränkte Landwirtschaft sieht DREBLER et al. (2007) den Einfluss des 2. Weltkriegs. Die abnehmende Tendenz im Aluminium zur Sedimentoberfläche bezieht er hingegen auf den politischen Wechsel 1989, wo eine Umstellung innerhalb der landwirtschaftlichen Methoden erfolgte (VAN ROMPAEY et al. 2003). Der Profilverlauf beider erdgebundener Elemente Lithium und Aluminium (Abb. 56 und 57) zeigt auch hier vergleichbare Züge, wodurch die Aussagen hinsichtlich des mineralischen Eintrags gefestigt werden. Solch analoger Verlauf ist außerdem zwischen Phosphor und Mangan festzustellen. Mit zunehmender Sedimenthöhe ist ein leichter Anstieg in der Konzentration nachweisbar, welche an der Sedimentoberfläche ihren maximalen Wert erreicht. Über das gesamte Profil fallen die Konzentrationen beider Elemente jedoch sehr niedrig aus. Kalzium zeigt den gegenteiligen Verlauf zum Aluminium, da bei 42,5 cm Tiefe statt des Maximums ein direkter Einbruch in der Konzentration deutlich wird. Der erhöhte Anteil befindet sich in den oberen Sedimenthorizonten. Auch die Schwefelkonzentrationen zeigen ihre Maximalwerte im oberen Kernabschnitt zwischen 16 und 7,5 cm Tiefe.

DREBLER et al. (2007) dokumentierten für den Dudinghausener See anhand der Metallratios, Diatomeen- und Algenpigmentanalyse zwei Phasen der Eutrophierung von 1923-1932 sowie 1952-1982 gekoppelt mit anoxischen Bedingungen. Die Fe/Mn- und Fe/Ca-Ratio besitzen beide einen maximalen Ausschlag in 42,5 cm. Demnach kam es um 1920 zur verstärkten Ausprägung von anaeroben Verhältnissen im Hypolimnion, welche eine stärkere Lösung von Mangan und Kalzium im Vergleich zum Eisen zur Folge hatten. Geringere Konzentrationen an Mangan und Kalzium liegen zeitgleich zu den erhöhten Ratios vor. Innerhalb der zweiten

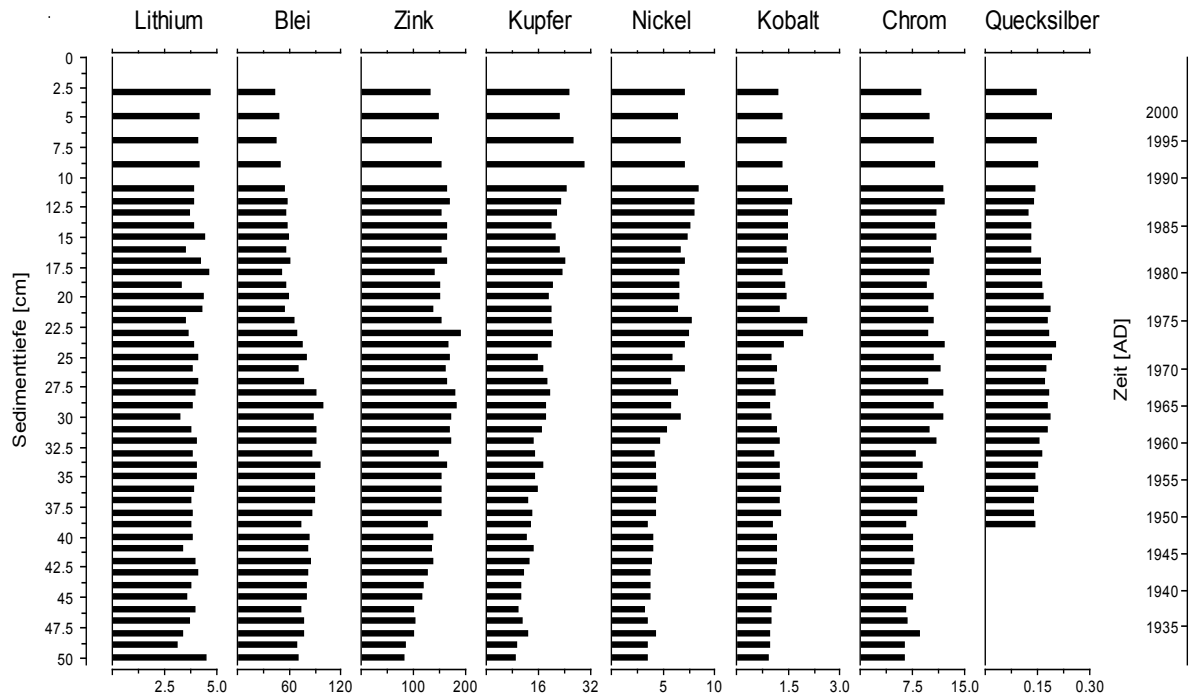
Eutrophierungsphase zeigte sich keine Veränderung in der Ratio, obwohl die Bakterien- und Algenpigmente anoxische Bedingungen belegen. DREBLER et al. (2007) folgt daraus, dass die Anoxie eine Reduktion von Eisen, Mangan und Kalzium bedingt. Als bewiesen gilt, dass sich ab 1923 allmählich anoxische Verhältnisse im Hypolimnion des Sees ausprägten.



**Abb. 57:** Prozentuale Anteile vom Gesamt-Kohlenstoff (C ges) sowie einzelner Elemente aus dem langen Sedimentkern vom Dudinghausener See 2000 (DREBLER et al. 2007) [Fe/Mn – Eisen/Mangan-Ratio, Fe/Ca – Eisen/Kalzium-Ratio]. Sekundärachse zeigt die Altersdatierung des Kerns nach HÜBENER et al. (2002).

Die Kernuntersuchung im Dagowsee (Abb. 58) verdeutlicht, dass der gesamte Kern die Zeitspanne der in Europa globalen industriellen (anthropogenen) Beeinflussung repräsentiert. Die natürlichen Hintergrundwerte werden in Mittel- bzw. Nordeuropa bei rund 1900 erreicht. Beim Dagowsee zeigt Lithium innerhalb des Gradientenverlaufs zahlreiche Schwankungen. Der erhöhte Peak in 50 cm Tiefe lässt auf höhere Nährstoffbelastungen schließen. Zur Oberfläche ist eine zunehmende Tendenz erkennbar, was für eine Erhöhung des mineralischen Eintrags spricht. Phasen geringerer mineralischer Belastung sind kurzzeitig und selten. Die maximalen Bleikonzentrationen um 1957 und 1965 können der industriellen Revolution in Mitteleuropa im frühen 19. Jahrhundert zugeteilt werden. Im Gradient vom Zink sind beide Maxima ebenfalls rekonstruierbar. Daneben wird ein weiterer Peak nach 1975 offensichtlich. Kupfer zeigt über den gesamten Profilverlauf eine zunehmende Tendenz zur Sedimentoberfläche. Der maximale Kupfergehalt befindet sich in 8 cm Tiefe. Nickel und Kobalt zeichnen sich ähnlich wie das Zink durch einen Peak nach 1975 aus. Diese Peakerhöhung könnte ein Hinweis auf das Ende der 1970-iger Jahre sein, wo die höchsten Metallbelastungen der Gewässer in Mitteleuropa zu verzeichnen waren (GUDERIAN & GUNKEL 2000). In der ehemaligen DDR trat diese Erscheinung zu späterer Zeit auf. Der Chromgradient besitzt zwei Phasen erhöhter Konzentrationen und zwar von 1960-1973 sowie um 1993/94. Die Kurve

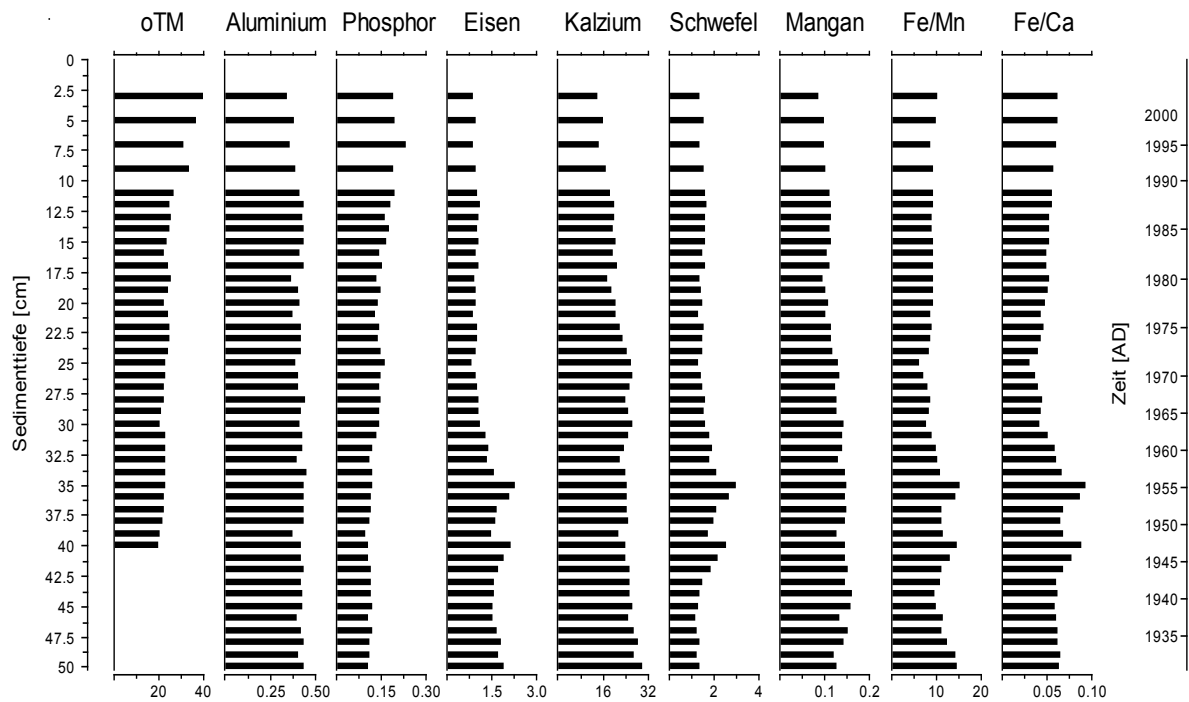
vom Quecksilber zeigt bei 25 cm (1972) ein Maximum, was dem Zeitpunkt maximaler „Umweltbelastung“ entspricht, welche in den 70er Jahren des vorigen Jahrhunderts lag. Zu diesen Zeiten wurden unter anderem Quecksilber-Präparate als „Beizmittel“ für Getreide zur Schädlingsbekämpfung in der Landwirtschaft eingesetzt. Im Vergleich zum Gültzsee machen die Werte im Dagowsee nur die Hälfte aus. Im oberen Bereich des Kerns sind für Quecksilber leichte Schwankungen erkennbar, was durchaus auf die Messanalyse zurückzuführen ist.



**Abb. 58:** Ausgewählte gewogene Elemente sowie Schwermetalle in  $\text{mg kg}^{-1}$  TM aus dem Kurzkern vom Dagowsee 5.12.2006. Sekundärachse zeigt die Zeitachse laut Quecksilber-Datierung (mündliche Mitteilung LEIPE 2008).

In 6 cm Tiefe steht eine Abnahme beim Aluminium einem Anstieg im Phosphor gegenüber (Abb. 59). Ansonsten lassen sich aber keine weiteren klaren Tendenzen diskutieren. Im Profil vom Eisen ergeben sich in 35 und 40 cm Tiefe Erhöhungen im Gehalt. Nach der Abschätzung erster Ergebnisse einer Quecksilber-Datierung umfasst es einen Bereich um 1955 und 1947. Im Eisengradient spiegelt sich die Kurve vom Schwefel wider. Dort sind ebenfalls die beiden herausragenden Peaks offensichtlich. Mit rund 3 % liegen die Schwefelkonzentrationen wie bereits beim Gültzsee sehr hoch. Kalzium und Mangan verlaufen im Gradient auch nahezu analog. Mit zunehmender Sedimenthöhe fallen die Werte. Der Kalziumgehalt von 16 bis 32 % ist im Vergleich zu den beiden anderen Seen fast doppelt so hoch.

Unter der Betrachtung der Fe/Mn- und Fe/Ca-Ratio zeichnen sich zwei Phasen starker anoxischer Bedingungen im Dagowsee ab. Die erste Phase setzte um 1947 ein und eine weitere Anoxie herrschte um 1955. Zu beiden Zeitpunkten war auch im Schwefelprofil eine starke kurzzeitige Erhöhung zu erkennen. Ein Anstieg in der Fe/Mn-Ratio in 50 cm Tiefe (1931) lässt jedoch bereits frühere temporäre Anoxie im See bzw. kurzzeitig bodennahe anaerobe Verhältnisse vermuten.



**Abb. 59:** Prozentuale Anteile von organischer Trockenmasse (oTM) sowie einzelner Elemente aus dem Kurzkern vom Dagowsee 5.12.2006 [Fe/Mn – Eisen/Mangan-Ratio, Fe/Ca – Eisen/Kalzium-Ratio]. Sekundärachse zeigt die Zeitachse laut Quecksilber-Datierung (mündliche Mitteilung LEIPE 2008).

#### 5.4.2.1 Zusammenfassung der Metallanalyse

Anhand der gemessenen Blei- und Zinkgehalte lassen sich für alle drei Seen die Auswirkungen der Industrialisierung Mitteleuropas nachweisen. Besonders im Gültzsee lagen die Gehalte weitaus höher als in den beiden anderen Seen. Für Kupfer, Nickel, Kobalt, Phosphor und Eisen konnten in allen drei Seen vergleichbare Verläufe detektiert werden. Lithium, Aluminium und Chrom zeigten einen sehr geringen Gehalt im Dagowsee, während Mangan hier die höchste Konzentration aufwies. Für Aluminium und Eisen konnte in allen Seen eine abnehmende Tendenz zur Oberfläche festgestellt werden. Hingegen stieg der Phosphorgehalt, während der Schwefel eine gleichbleibende Konzentration in den Sedimentschichten aufwies. Mit Ausnahme vom Gültzsee, welcher sich durch einen kurzzeitigen geringen Schwefelanstieg auszeichnet.

Beim Vergleich aller Metallgehalte zwischen den drei Seen zeigt sich ein einziger gravierender Unterschied im Kalzium. Der Gehalt im Gültzsee ist generell für den gesamten Sedimentkern um die Hälfte geringer als bei den beiden anderen Seen. Jedoch tritt zusätzlich der starke Einbruch bei 50 cm Tiefe in Erscheinung. Gehalte deutlich unter 5 % werden weder im Dudinghausener See noch im Dagowsee erreicht. Vermutlich kam es 1731 zur anthropogenen Störung infolge einer Waldrodung im Umfeld des Sees (KLAMT 2009, SELIG et al. 2009). Der starke Abfall der Kalziumkonzentration liegt zumindest auf gleicher Höhe mit dem starken Lithiumpeak. Folglich scheint ein Zusammenhang zwischen der unterschiedlichen Trophieentwicklung und der Kalziumkonzentration zu bestehen. Durch die Änderung im Chemismus des Gültzsees erreichte dieser einen stabilen mesotrophen Zustand. Der Dudinghausener See

als auch Dagowsee hingegen weisen vergleichbare Kalziumkonzentrationen auf, die als Grund für eine Trophieentwicklung in eutrophe Verhältnisse angesehen werden können. Des Weiteren ist eine Reduktion im Kalziumpeak zeitgleich zum Auftreten anaerober phototropher Bakterien im Gültzsee (1731), Dudinghausener See (1919) und Dagowsee (1947) zu sehen. Hinweise auf einen bestehenden Zusammenhang zwischen dem Kalzium und einer Bakterienentwicklung konnte in der Literatur bisher nicht gefunden werden. DREBLER et al. (2007) erwähnte nur die Reduktion von Kalzium infolge der Anoxie, welche für das Vorkommen der Bakterien essentiell ist.

In der weiteren Diskussion soll geklärt werden, welcher Zusammenhang zwischen dem Auftreten phototropher Schwefelbakteriengemeinschaften und dem Eintreten anaerober Verhältnisse im Hypolimnion in den drei Seen zu beobachten ist. Dabei können sich drei mögliche Zustände ereignet haben. In der ersten Hypothese bestanden bereits bodennahe anaerobe Bedingungen, jedoch aufgrund von Eutrophie und damit verbundenem Lichtmangel wurde das Wachstum der phototrophen Bakterien untersagt (fehlender Pigmentnachweis). Damit traten die phototrophen Bakterien nicht sofort bei Anoxie im Hypolimnion auf. Dieser Fall würde durch die zweite These beschrieben, wonach mit Eintreten der Anoxie der Beginn des Bakterienwachstums einsetzte. Die letzte und dritte These umfasst die Möglichkeit vom Pigmentnachweis bereits vor einer zu beobachtenden bodennahen Anoxie. In diesem Fall hat die Entwicklung der phototrophen Bakterien zuerst in dem anaeroben Oberflächensediment eingesetzt, wie es aus der Zusammensetzung von mikrobiellen Matten aus Flachwasserbereichen beschrieben ist (KARSTEN & KÜHL 1996, WITTE et al. 2004).

Für den Gültzsee konnten ab 1731 Okenonkonzentrationen mittels Pigmentanalyse detektiert werden. Für die frühere Entwicklung dieser Familie wurden limitierte Sulfidbedingungen und temporäre Anoxie während der anfänglichen Entwicklungsphase im Kapitel 5.4.1.1 diskutiert, welche sich negativ auf die Ausbildung der Chlorobiaceae ausgewirkt haben. Beide Metallratios zeigen zu diesem Zeitpunkt stärkere Veränderungen im Gradienten und lassen somit auf wechselhafte Sauerstoffverhältnisse schließen. Der Konkurrenzvorteil auf Seiten der Chromatiaceae war demnach gegeben und somit würde die zweite These einer sofortigen Entwicklung der phototrophen Bakterien bei Anoxie im Hypolimnion für den Gültzsee zutreffen. Ab 41 cm Tiefe (1800) konnte ein stärkerer Anstieg besonders bei der Fe/Ca-Ratio nachgewiesen werden, wonach sich stabilere anoxische Bedingungen einstellten. Zu diesem Zeitpunkt traten die Chlorobiaceae (Bchl e) aufgrund des stabilen erhöhten Sulfidangebots in Erscheinung. Anhand der Metallratios herrscht seit rund 80 Jahren eine permanente Anoxie im Hypolimnion des Gültzsees. Laut der  $^{210}\text{Pb}$ -Datierung kam es ca. 1930-1940 als auch um 1985 zu verstärkten anaeroben Verhältnissen.

Anhand der Ergebnisse der Fe/Mn- und Fe/Ca-Ratio im Dudinghausener See diskutieren DREBLER et al. (2007) zwei Eutrophierungsperioden gekoppelt mit Anoxie (ca. 1923-1932 sowie um 1952-1982). Die maximalen Ausschläge beider Metallratios um 1920 lassen eine verstärkte Ausprägung anaerober Verhältnisse im Hypolimnion schlussfolgern. Wie bereits im Gültzsee beginnt die Entwicklung der Chromatiaceae zeitgleich mit Einsetzen der Anoxie.



Als bewiesen gilt für den Dudinghausener See zumindest die anfängliche Ausprägung anaerober Verhältnisse im Hypolimnion ab 1923. Ab 1904 (50 cm Tiefe) konnte jedoch eine stetige Erhöhung detektiert werden, wonach sich anoxische Bedingungen allmählich einstellten. Die Anwesenheit der Bakterien kann dabei bereits erfolgt haben. Zwar erbrachte die Pigmentanalyse ein zeitliches Auftreten ab 1919, aber bezogen auf den vorliegenden Kurzkern, welcher lediglich den Zeitraum ab 1917 dokumentierte. Eine Erhöhung im Schwefelgehalt zeigt sich erst ab 16,5 cm Tiefe, was die spätere Entwicklung der Chlorobiaceae ab 1976 beeinflusst haben könnte.

Für den Dagowsee sind anhand beider Metallratios ebenfalls zwei Phasen starker Anoxie um 1947 sowie ca. 1955 festzuhalten. Diese Ausschläge gingen mit Erhöhungen im Schwefelgehalt einher. Ein Anstieg in der Fe/Mn-Ratio in 50 cm Tiefe lässt jedoch bereits frühere temporäre Anoxie im See vermuten. Im Hinblick auf die Ergebnisse der Pigmentanalyse (nur bis 40 cm) besteht die Möglichkeit auch in tieferen Horizonten Bakterienkonzentrationen zu detektieren. Erst durch eine Untersuchung längerer Sedimentkerne kann demzufolge festgestellt werden, ob sich die Bakterien mit Einsetzen der Anoxie entwickelten (These 2) oder sich aufgrund von Eutrophierung und Lichtmangel erst zu einem späteren Zeitpunkt ein Wachstum zeigte (These 1).

Eine spätere Veränderung in den Metallratios, sprich spätere anaerobe Verhältnisse im Hypolimnion, trotz nachgewiesener Bakterienpigmente vor bestehender Anoxie würde das Auftreten der phototrophen Bakterien auf dem Sediment und nicht in der Wassersäule suggerieren. Diese These konnte jedoch für keinen der drei Seen bestätigt werden. Ein späteres Auftreten der Bakterien trotz bestehender Anoxie wäre nur noch im Fall vom Dagowsee zu diskutieren. Dies könnte jedoch lediglich in der Lichtlimitation begründet sein, was infolge der phytoplanktischen Pigmente (Kapitel 5.4.1.3) sowie der Morphologie und Tiefe des Sees zu der Zeit um 1947 eher unwahrscheinlich ist. Durch die eigenen Lichtmessungen in den drei Seen (Kapitel 5.2) konnte zudem bereits aufgezeigt werden, dass das Licht für die Ausbildung phototropher Schwefelbakterien direkt über dem Sedimentgrund ausreichend ist. Nach den vorliegenden Ergebnissen ist davon auszugehen, dass es mit Einsetzen der Anoxie im Hypolimnion auch sofort zur Entwicklung der phototrophen Bakterien in allen Seen kam.

Neben Aussagen zur Anoxie konnte die Trophieentwicklung jedes Sees charakterisiert werden. Der rezente mesotrophe Trophiegrad im Gültzsee war nicht über all die Jahre beständig. Besiedlungseinflüsse gekoppelt mit Rodungsaktivitäten hatten laut KLAMT (2009) unterschiedliche Trophieverhältnisse im See zur Folge. Die höchsten Trophiewerte wurden bei 50 cm Tiefe (1731) zum Zeitpunkt des Auftretens der Chromatiaceae als auch des Kalziumeinbruchs rekonstruiert. Im weiteren zeitlichen Verlauf erreichte der Gültzsee nach Aufforstung einen stabilen mesotrophen Zustand ab Beginn des 19. Jahrhunderts. Im Dudinghausener See waren die Eutrophierungsphasen ebenfalls mit der Anoxie sowie dem Bakterienwachstum gekoppelt, was ebenfalls im Dagowsee festgestellt wurde.

## 6 Zusammenfassung

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit erfolgte erstmals der Versuch die ökophysiologischen Ansprüche und die physiologische Leistungsfähigkeit von phototrophen Schwefelbakteriengemeinschaften durch vergleichende Untersuchungen an drei dimiktischen Seen Norddeutschlands zu erfassen. Dazu wurden die Artenzusammensetzung und die Abundanz im Jahresverlauf bestimmt, die ökophysiologischen Leistungsparameter gemessen und, zur Aufklärung historischer Entwicklungsverläufe, Sedimentkernanalysen durchgeführt. Die drei Untersuchungsgewässer unterschieden sich dabei bezüglich ihrer Seefläche, maximaler Tiefe und Trophiegrad; letzteres ist vor allem der Nutzung ihres Einzugsgebietes geschuldet. Die durchgeführten Untersuchungen lassen die nachfolgend aufgeführten Rückschlüsse zu:

**Das Einsetzen der Sommerstagnation und der damit verbundenen Anaerobität des Hypolimnions bestimmen den Startpunkt für die Sommerentwicklung der Bakteriengemeinschaften.** Mittels des Nachweises der Bakterienpigmente (HPLC-Analyse) war in allen drei Seen ein Vorkommen von Chromatiaceae (Okenon) und braun-pigmentierten Chlorobiaceae (Bchl e) möglich. Im Dagowsee konnten zusätzlich die grün-gefärbten Vertreter der Chlorobiaceae (Bchl d) nachgewiesen werden, welche dort auch den dominanten Anteil an der vorhandenen Bakteriengemeinschaft bildeten. Im Auftreten der Bakterien bestanden jedoch zwischen den Seen saisonale Unterschiede. Aufgrund der geringen Wassertiefe des Dagowsees begann die Entwicklung bereits im Mai, die Gemeinschaft war bis in den September hinein anzutreffen. Von Juni bis Mitte Oktober traten die Mikroben im Gültzsee in Erscheinung, während sie im Dudinghausener See, trotz frühzeitig vorherrschender Anoxie im Hypolimnion, nur von Juli bis Ende September in der Wassersäule auffindbar waren. Das Einsetzen der Herbstzirkulation und der damit verbundene „Sauerstoffschock“ bewirken das Absterben der Bakterien. Nur im Dudinghausener See war infolge vorherrschender Lichtlimitation ein frühzeitigeres Absterben beobachtet wurden.

**Die Lichtverfügbarkeit bestimmt die räumliche Verteilung der Bakteriengemeinschaft im See und ist Ursache ihrer variablen Ausprägung während der Sommerstagnationsphase.** Mit zunehmender Tiefe konnte, wie zu erwarten, eine exponentielle Abnahme der Lichtintensität im Spektralbereich 400-700 nm nachgewiesen werden. Photoautotrophes Wachstum war bei weniger als 1 % des Oberflächenlichtes noch möglich. Messungen der spektralen Zusammensetzung (Lichtqualität) zeigten eine Eingrenzung des gesamten Wellenlängenspektrums des photosynthetisch aktiven Lichtes (400-700 nm) mit zunehmender Tiefe auf den grünen Spektralbereich (500-570 nm). Durch die saisonal und Wetter-bedingten Veränderungen der Tageslichtdosis kam es zu Schwankungen in der Lichtquantität, welche in der Bakterienschicht Lichtlimitation auslösten, die ihrerseits niedrige Wachstumsraten und Dominanzwechsel zwischen den Bakterienarten zur Folge hatten. Eine ausreichende Lichtversorgung war nur im Gültzsee über den gesamten Zeitraum der Sommerstagnation gewährleistet. Die unterschiedlichen Lichtverhältnisse bewirkten Differenzen in der vertikalen Strukturierung der Bakteriengemeinschaften (Modelltypen nach VILA et al. 1998). So bildeten Chromatiaceae und braun-gefärbte Chlorobiaceae im Gültzsee bei besseren Lichtbedingungen

jeweils einzelne Horizonte (Modell I bzw. II), während sich beide Bakterienfamilien im Dudinghausener See in gleicher Tiefe aufgrund von Lichtlimitation (maximale Phytoplanktonbiomasse im Epilimnion) überlagern (Modell III). Die Beeinflussung der Lichtqualität und -quantität (Schatteneffekt durch Cyanobakterien im Epilimnion, erhöhter Trübstoffgehalt, Windeinwirkung) im Dagowsee bewirkte in der Wassersäule die vertikale Einschichtung der grün-pigmentierten Chlorobiaceae unter den braun-gefärbten Vertretern. Dieses Verteilungsmuster konnte im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen erstmalig in einem See beschrieben werden. Es stellt eine Erweiterung des bisherigen Kenntnisstandes dar, da es von den bislang beschriebenen Modellen nach VILA et al. (1998) abweicht.

**Das Auftreten der Bakteriengemeinschaft beeinflusst die Stoffkreisläufe und Nährstoffretention in den Seen.** Die vertikale Ausdehnung der Bakterienschicht erstreckte sich in allen drei Seen beginnend mit der Untergrenze des Metalimnions bis weit in das Hypolimnion. Beim Dagowsee, der mit 9,5 m die geringste Tiefe aufwies, war die Bakterienschicht auf einen Bereich von 2 bis 3 m begrenzt. Im Dudinghausener See und dem Gültzsee, Gewässern mit sich ähnelnder Morphologie, erreichte die Bakterienschicht eine Dimension bis zu 5 m. Die Bakteriengemeinschaft befand sich damit in diesen beiden Gewässern direkt über dem Sediment, welches die Quelle für Nährstoffe (Phosphat) und Elektronendonatoren (Sulfid) darstellt. Vor allem die Sulfidkonzentration erwies sich als eine, neben der Lichtverfügbarkeit, wichtige Einflussgröße für die Vertikalverteilung der Bakterien. Die deutliche Abnahme der Phosphatwerte innerhalb der Bakterienschicht belegte, dass durch die Aktivität der phototrophen Schwefelbakterien eine Art „Phosphatbarriere“ entsteht, die das Epilimnion während der Sommerstagnation von den Freisetzungsprozessen im anaeroben Sediment abschirmt. Mit Absterben und Absedimentieren der Bakterien im Herbst ist ein kurzgeschlossener Stoffkreislauf im Hypolimnion zu beobachten, welcher die Rückführung des Bakterien-gebundenen Phosphors in die gesamte Wassersäule verhindert und so einen weiteren Trophieanstieg im See entgegengewirkt.

**Die Bakteriengemeinschaften in den Seen unterscheiden sich in ihrer taxonomischen Zusammensetzung; die Dominanzverhältnisse ändern sich im saisonalen Verlauf.** Eine Ähnlichkeitsanalyse anhand einer Denaturierenden Gradienten Gelelektrophorese (DGGE) offenbarte Differenzen zwischen allen drei Seen, welche in der Gesamtanzahl und dem Vorhandensein von Phylotypen sowie deren Bandenintensität (Dominanz) bestehen. Bei den Chromatiaceae lag eine größere Ähnlichkeit (88 %) zwischen Gültzsee und Dudinghausener See vor. Im Gegensatz dazu ähnelten sich Gültzsee und Dagowsee im Vorkommen der Chlorobiaceae stärker (82 %). Der Gültzsee weist die höchste Diversität innerhalb der Schwefelbakteriengemeinschaft auf. Eine erste Zuordnung auf Gattungs- bzw. Phylotypebene der Bakterien infolge einer Sequenzierung ergab für die Chromatiaceae einen Nachweis der Gattungen *Isochromatium*, *Thiorhodococcus* sowie *Chromatium* als auch der Art *Thiocystis minor*. Für die Chlorobiaceae konnte die Anwesenheit der Gattung *Chlorobium* und der Arten *Pelodictyon phaeoclathratiforme* sowie *Chlorobium chlorochromatii* (Anwesenheit von *Chlorochromatium aggregatum*) bestätigt werden. Anhand der Sequenzierung war jedoch

keine Differenzierung zwischen den Seen möglich. Die Chromatiaceae wiesen in allen drei Seen geringere Abundanzen ( $0,011$  bis  $0,15 \cdot 10^6$  Bakterien  $\text{ml}^{-1}$ ) auf als die Chlorobiaceae (bis  $6 \cdot 10^6$  Bakterien  $\text{ml}^{-1}$  im Dagowsee). Mikroskopaufnahmen verdeutlichten zudem das bestehende Größenverhältnis zwischen den Bakterien beider Familien. Die Chromatiaceae ( $6,5$  bis  $130 \mu\text{m}$ ) können in ihrem Zellumfang etwa um das Zehnfache größer sein als die Chlorobiaceae ( $6,5$  bis  $26 \mu\text{m}$ ).

**Das Auftreten der phototrophen Bakterien ist die Folge der Eutrophierung dimiktischer Seen in Norddeutschland.** Die Analyse der Pigmentgehalte der Sedimente ergab, dass im Gültzsee bereits um das Jahr 1730 erstmals Gemeinschaften phototropher Schwefelbakterien auftraten. Im Dudinghausener See traten diese Bakteriengemeinschaft erstmals um 1920 in Erscheinung; im Dagowsee erst wesentlich später, in den späten 1940er Jahren. Sowohl im Gültzsee als auch im Dudinghausener See gelang darüber hinaus der Nachweis, dass sich die Chromatiaceae etwa 60 bis 70 Jahre vor den Chlorobiaceae entwickelten. Im Dagowsee wurde dagegen zuerst das Vorkommen der Chlorobiaceae nachgewiesen. Dem Bakterienwachstum vorangegangen war, wie die Metallanalyse belegte, in allen drei Seen ein Trophieanstieg der zu einer fortschreitenden stabilen Anoxie im Hypolimnion, verbunden mit Sulfid-Freisetzung führte. Im zeitlichen Verlauf konnten Entwicklungsphasen mit geringerem und höherem Bakterienwachstum dokumentiert werden, welche als Folge klimatischer Veränderungen, Wasserstandsschwankungen sowie Effekte der Licht- und Nährstofflimitation diskutiert wurden. Geringe Konzentrationen aller phytoplanktischen Pigmente (besonders Echinenon) verwiesen auf einen stabilen mesotrophen Zustand im Gültzsee (ab 19. Jahrhundert), während für die beiden anderen Seen ein Trophieanstieg bis in die heute vorliegenden eutrophen Verhältnisse beobachtet wurde.

**Zusammenfassend kann geschlussfolgert werden, dass phototrophe Schwefelbakterien in dimiktischen Seen eine bedeutende ökologische Rolle spielen.** Die Untersuchungen in der gesamten Wassersäule belegten, dass die meta-/hypolimnischen Produzenten im Zeitraum der Sommerstagnation neben der Rolle als „Phosphatbarriere“ für das Epilimnion auch einen deutlichen Beitrag zur Primärproduktionsleistung des Sees beisteuern. Vor allem im mesotrophen Gültzsee lag die hier realisierte Biomasse in einer Größenordnung, die einen Einfluss auf das pelagiale Nahrungsnetz nahelegt.

Trotz des erzielten Wissenszuwachses bezüglich des Vorkommens phototropher Bakterien in dimiktischen Seen bleiben noch viele Fragen offen. Unter anderem ist im Detail zu klären, welcher Steuerfaktor konkret für Biomassezuwachs und Dominanzwechsel im saisonalen Verlauf verantwortlich ist – im Rahmen der Untersuchungen konnte nur eine Abhängigkeit von Licht-, Sulfid- und Phosphatverfügbarkeit nachgewiesen werden. Labor-Delimitationsversuche zur Aufklärung der saisonalen Limitationsverhältnisse stehen bislang noch aus. Auch die Frage, ob es noch weitere Vorkommen in mecklenburgischen Seen gibt, ist ungeklärt; wie die Fragestellung nach den Ursachen für die beobachteten taxonomischen Differenzierungen zwischen den Seen. Besonderes Interesse verdient auch die Frage, ob Unterschiede zwischen den Bakterien hinsichtlich ihrer Effizienz der Phosphatspeicherung

bestehen – diese Frage ist vor allem im Zusammenhang mit den Limitationsverhältnissen im Jahresverlauf wichtig. In jedem Fall sollte die **Nutzung dieses "natürlichen Potentials" zur Phosphorrückhaltung bei der Entwicklung zukünftiger Sanierungsstrategien für dimiktische Seen berücksichtigt werden.** Hier ergibt sich eine elegante Möglichkeit zur Reduktion der internen P-Belastung, indem gezielt Maßnahmen zur Förderung der Ausbildung von hypolimnischen Schwefelbakterien-Gemeinschaften ergriffen werden. Anstelle der technisch aufwändigen Erzeugung eines ganzjährigen oxischen Zustands im Hypolimnion genügen bereits Maßnahmen welche die Lichtverhältnisse im Epilimnion soweit verbessern, dass die Ausbildung stabiler phototropher Bakteriengemeinschaften im Hypolimnion gefördert wird. Der mesotrophe Gültzsee, welcher aktuell den Referenzzustand verkörpert, ist das perfekte Beispiel, dass eine geringe externe Nährstoffbelastung und die Regulierung interner Nährstoffflüsse durch die hypolimnische Bakteriengemeinschaft dauerhaft eine interne Stabilisierung der Trophieverhältnisse im See bewirken kann.

---

## Literaturverzeichnis

- Abella CA & Garcia-Gil LJ (1992) Microbial ecology of planktonic filamentous phototrophic bacteria in holomictic freshwater lakes. *Hydrobiologia*, **243/244**: 79-86.
- Amann RI, Ludwig W & Schleifer KH (1995) Phylogenetic identification and *in situ* detection of individual microbial cells without cultivation. *Microbiological Reviews*, **59/1**: 143-169.
- Andersen JM (1976) An ignition method for determination of total phosphorus in lake sediments. *Water Research*, **10**: 329-331.
- Armengol J, Caputo L, Comerma M, Feijoó C, García JC, Marcé R, Navarro E & Ordoñez J (2003) Sau reservoir's light climate: relationships between Secchi depth and light extinction coefficient. *Limnetica*, **22/1-2**: 195-210.
- Babenzien H-D (1995) Schwefelmikroben in limnischen Ökosystemen – taxonomische und physiologische Vielfalt. Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL) und der deutschen und österreichischen Sektion der Societas Internationalis Limnologiae (SIL), Tagungsband 1995 (Berlin), Krefeld: 54-59.
- Banens RJ (1990) Occurrence of hypolimnetic blooms of the purple sulfur bacterium, *Thiopedia rosea*, and the green sulfur bacterium, *Chlorobium limicola*, in an Australian Reservoir. *Australian Journal of Marine & Freshwater Research*, **41**: 223-235.
- Bañeras L & Garcia-Gil LJ (1996) Role of photosynthetic microbial populations in the phosphorous exchange through the oxic-anoxic boundary in a meromictic eutrophic lake. *Archives of Hydrobiology, Special Issues: Advances in Limnology*, **48**: 171-181.
- Barlow RG, Cummings DG & Gibb SW (1997) Improved resolution of mono- and divinyl chlorophylls a and b and zeaxanthin and lutein in phytoplankton extracts using reverse phase C-8 HPLC. *Marine Ecology Progress Series*, **161**: 303-307.
- Bavendamm W (1924) Die farblosen und roten Schwefelbakterien des Süß- und Salzwassers. In: Kolkwitz R (Hrsg) Pflanzenforschung (2), Verlag G. Fischer, Jena, 1-156.
- Blankenship RE, Madigan MT & Bauer CE (1995) Anoxygenic photosynthetic bacteria. *Kluwer Academic Publishers*, Dordrecht, **2**: 1331 Seiten.
- Bobrow, MN, Harris TD, Shaughnessy KJ & Litt GJ (1989) Catalyzed reporter deposition, a novel method of signal amplification. Application to immunoassays. *Journal of Immunological Methods*, **125**: 279-285.
- Borrego CM & Garcia-Gil LJ (1994) Separation of bacteriochlorophyll homologues from green photosynthetic sulfur bacteria by reversed-phase HPLC. *Photosynthesis Research*, **41**: 157-163.
- BORREGO CM, Bañeras L & Garcia-Gil J (1999) Temporal variability of *Chlorobium phaeobacteroides* antenna pigments in a meromictic karstic lake. *Aquatic Microbial Ecology*, **17**: 121-129.
- Brocks JJ & Schaeffer P (2008) Okenane, a biomarker for purple sulfur bacteria (Chromatiaceae), and other carotenoid derivatives from the 1,640 Ma Barney Creek Formation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **72**: 1396-1414.
- Caldwell DE & Tiedje JM (1975) The structure of anaerobic bacterial communities in the hypolimnia of several Michigan lakes. *Canadian Journal of Microbiology*, **21**: 377-385.

- Camacho A, Vicente E & Miracle MR (2000) Spatio-temporal distribution and growth dynamics of phototrophic sulfur bacteria populations in the sulfide-rich Lake Arcas. *Aquatic Sciences*, **62**: 334-349.
- Campbell JM & Haase BL (1980) Availability of suitable phytoplanktonic food for zooplankton in an ice-covered lake. *Hydrobiologia*, **79/2**: 113-119.
- Caraco N & Puccoon AH (1986) The measurement of bacterial chlorophyll and algal chlorophyll a in natural waters. *Limnology and Oceanography*, **31/4**: 889-893.
- Carlson RE (1977) A trophic state index for lakes. *Limnology and Oceanography*, **22/2**: 361-369.
- Casamayor EO, García-Cantizano J & Pedrós-Alió C (2008) Carbon dioxide fixation in the dark by photosynthetic bacteria in sulfide-rich stratified lakes with oxic-anoxic interfaces. *Limnology and Oceanography*, **53/4**: 1193-1203.
- Casper P, Albino MF & Adams DD (2009) Diffusive fluxes of CH<sub>4</sub> and CO<sub>2</sub> across the water-air interface in the eutrophic Lake Dagow, northeast Germany. *Verhandlungen - Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **30/6**: 874-877.
- Chapin BRK, DeNoyelles F Jr, Graham DW & Smith VH (2004) A deep maximum of green sulphur bacteria ('*Chlorochromatium aggregatum*') in a strongly stratified reservoir. *Freshwater Biology*, **49**: 1337-1354.
- Cline JD (1969) Spectrophotometric determination of hydrogen sulfide in natural waters. *Limnology and Oceanography*, **14**: 454-458.
- Cohen Y, Krumbein WE & Shilo M (1977) Solar Lake (Sinai). 2. Distribution of photosynthetic microorganisms and primary production. *Limnology and Oceanography*, **22/4**: 609-620.
- Copeland HF (1956) The classification of lower organisms. *Pacific Books, Palo Alto, California*, p. 31.
- Dahl C, Prange A & Steudel R (2005) Metabolism of natural polymeric sulfur compounds. Chapter 2 in *Biopolymers Online*, **9** (Steinbüchel A & Matsumura S (Hrsg), Wiley-VCH, Weinheim, 2002): 35-62.
- Daims H, Stoecker K & Wagner M (2005) Fluorescence *in situ* hybridisation for the detection of prokaryotes. In Osborn AM & Smith CI (Hrsg). *Molecular microbial ecology*, 213-239.
- Decristophoris PMA, Peduzzi S, Ruggeri-Bernardi N, Hahn D & Tonolla M (2009) Fine scale analysis of shifts in bacterial community structure in the chemocline of meromictic Lake Cadagno, Switzerland. *Journal of Limnology*, **68/1**: 16-24.
- DeMott WR (1986) The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia*, **69**: 334-340.
- Dittrich M, Dittrich T, Sieber I & Koschel R (1997) A balance analysis of phosphorus elimination by artificial calcite precipitation in a stratified hardwater lake. *Water Research*, **31/2**: 237-248.
- Dreßler M, Hübener Th, Görs S, Werner P & Selig U (2007) Multi-proxy reconstruction of trophic state, hypolimnetic anoxia and phototrophic sulphur bacteria abundance in a dimictic lake in Northern Germany over the past 80 years. *Journal of Paleolimnology*, **37**: 205-219.
- Edmondson WT (1980) Secchi disk and chlorophyll. *Limnology and Oceanography*, **25/2**: 378-379.

- Engel F (1934) Deutsche und slawische Einflüsse in der Dobbertiner Kulturlandschaft. *Schriften des Geographischen Instituts der Universität Kiel*, **Band 2, Heft 3**: 121 Seiten.
- Ferris MJ, Muyzer G & Ward DM (1996) Denaturing gradient gel electrophoresis profiles of 16S rRNA-defined populations inhabiting a hot spring microbial mat community. *Applied and Environmental Microbiology*, **62**: 340-346.
- Ferris MJ & Ward DM (1997) Seasonal distributions of dominant 16S rRNA-defined populations in a hot spring microbial mat examined by denaturing gradient gel electrophoresis. *Applied and Environmental Microbiology*, **63/4**: 1375-1381.
- Fischer SG & Lerman LS (1979) Length-independent separation of DNA restriction fragments in two-dimensional gel electrophoresis. *Cell*, **16/1**: 191-200.
- Förderverein Naturpark Nossentiner/Schwinzer Heide e.V. & Deutsche Bundesstiftung Umwelt (1995): Naturpark Nossentiner/Schwinzer Heide. Führer durch eine alte mecklenburgische Kulturlandschaft. *Demmler Verlag*, Schwerin.
- Fröstl JM & Overmann J (1998) Physiology and tactic response of the phototrophic consortium "Chlorochromatium aggregatum". *Archives of Microbiology*, **169**: 129-135.
- Fröstl JM & Overmann J (2000) Phylogenetic affiliation of the bacteria that constitute phototrophic consortia. *Archives of Microbiology*, **174**: 50-58.
- Fry JC (1987) Functional Roles of the major groups of bacteria associated with detritus. In Moriarty DJW & Pullin RSV (Hrsg) Detritus and microbial ecology in aquaculture. ICLARM Conference Proceedings 14, 420 Seiten. *International Center for Living Aquatic Resources Management*, Manila, Philippines, 83-122.
- Fuchs G & Schlegel HG (2007) Allgemeine Mikrobiologie. Georg Thieme Verlag Stuttgart, 8. Auflage, ISBN 978-3-13-444608-1.
- Fyson A & Rücker J (1998) Die Chemie und ökologie des Lugteichs - eines extrem sauren, meromiktischen Tageausees. In Schmitt M & Nixdorf B (Hrsg), Gewässerreport (Nr. 4). *Eigenverlag der BTU Cottbus*, **5/98**: 18-34.
- Garcia-Gil LJ, Borrego CM, Bañeras L & Abella CA (1993) Dynamics of phototrophic microbial populations in the chemocline of a meromictic basin of Lake Banyoles. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, **78/2**: 283-294.
- Genty B, Briantais JM & Baker NR (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, **990**: 87-92.
- Georgi F (1984) Untersuchungen zur Variabilität von Quantität und Qualität des Sestons in den Darß-Zingster Boddengewässern. Dissertation, *Universität Rostock*, Fachbereich Biologie: 145 Seiten.
- Gervais F (1997) Diel vertical migration of *Cryptomonas* and *Chromatium* in the deep chlorophyll maximum of a eutrophic lake. *Journal of Plankton Research*, **19**: 533-550.
- Gilboa-Garber N (1971) Direct spectrophotometric determination of inorganic sulfide in biological materials and in other complex mixtures. *Analytical Biochemistry*, **43**, 129-133.
- Gingele F & Leipe T (1997). Clay mineral assemblages in the western Baltic Sea: recent distribution and relation to sedimentary units. *Marine Geology*, **140/1-2**: 97-115.



- Glaeser J, Bañeras L, Rütters H & Overmann J (2001) Novel bacteriochlorophyll *e* structures and species-specific variability of pigment composition in green sulfur bacteria. *Archives of Microbiology*, **177**: 476-485.
- Glaeser J & Overmann J (2003) Characterization and *in situ* carbon metabolism of phototrophic consortia. *Applied and Environmental Microbiology*, **69/7**: 3739-3750.
- Glaeser J & Overmann J (2004) Biogeography, evolution, and diversity of epibionts in phototrophic consortia. *Applied and Environmental Microbiology*, **70/8**: 4821-4830.
- Gloess S, Grossart HP, Allgaier M, Ratering S & Hupfer M (2008) Use of laser microdissection for phylogenetic characterization of polyphosphate-accumulating bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, **74/13**: 4231-4235.
- Gophen M, Cavari BZ & Berman T (1974) Zooplankton feeding on differentially labeled algae and bacteria. *Nature*, **247**: 391-392.
- Gorlenko VM, Dubinina GA & Kuznetsov SI (1983) The ecology of aquatic microorganisms. In: Ohle W (Hrsg) Die Binnengewässer, *E Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung* (Nägele U. Obermiller), Stuttgart, **28**: 97-166.
- Guderian R & Gunkel G (2000) Handbuch der Umweltveränderungen und Ökotoxikologie. Band 3 Aquatische Ökosysteme: Grundlagen – Physikalische Belastungsfaktoren – Anorganische Stoffeinträge. *Springer-Verlag*, Berlin – Heidelberg, 747.
- Gujer W (1999) Siedlungswasserwirtschaft. *Springer-Verlag GmbH*, Berlin, Heidelberg ISBN 3-540-65769-X.
- Gundersen JK, Jørgensen BB, Larsen E & Jannasch HW (1992) Mats of giant sulphur bacteria on deep-sea sediments due to fluctuating hydrothermal flow. *Nature*, **360**: 454-456.
- Guyoneaud R, Matheron R, Liesack W, Imhoff JF & Caumette P (1997) *Thiorhodococcus minus*, gen. nov., sp. nov., a new purple sulfur bacterium isolated from coastal lagoon sediments. *Archives of Microbiology*, **168**: 16-23.
- Hübener Th, Selig U, Dreßler M & Fischer K (2002) Untersuchungen zum potentiell natürlichen Zustand von dimiktischen Seen natürlicher Entstehung anhand palaeolimnologischer Sedimentuntersuchungen – Teil Dudinghausener See. Unveröffentlichter Forschungsbericht iA. des Umweltministeriums MV, 72 Seiten.
- Hurley JP & Watras CJ (1991) Identification of bacteriochlorophylls in lakes via reverse-phase HPLC. *Limnology and Oceanography*, **36/2**: 307-315.
- Hurley JP & Garrison PJ (1993) Composition and sedimentation of aquatic pigments associated with deep plankton in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50**: 2723-2728.
- Hutchinson GE & Löffler H (1956) The thermal classification of lakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **42/2**: 84-86.
- Imhoff JF (1995) Taxonomy and physiology of phototrophic purple bacteria and green sulfur bacteria. In: Blankenship RE, Madigan MT, Bauer CE (Hrsg) Anoxygenic photosynthetic bacteria. *Kluwer*, Dordrecht Boston London, 1-15.
- Imhoff JF, Süling J & Petri R (1998) Phylogenetic relationships among the Chromatiaceae, their taxonomic reclassification and description of the new genera *Allochromatium*, *Halochromatium*,

- Isochromatium*, *Marichromatium*, *Thiococcus*, *Thiohalocapsa* and *Thermochromatium*. *International journal of systematic bacteriology*, **48**: 1129–1143.
- Imhoff JF (1999) A phylogenetically oriented taxonomy of anoxygenic phototrophic bacteria. In: Pescheck GA, Löffenhardt W & Schmetterer G (Hrsg) *The Phototrophic Prokaryotes*. Kluwer Academic/Plenum Publishing Corporation, New York, 763-774.
- Imhoff JF & Thiel V (2010) Phylogeny and taxonomy of Chlorobiaceae. *Photosynthesis Research*, **104/2-3**: 123-136.
- Itoh N, Tani Y, Nagatani T & Soma M (2003) Phototrophic activity and redox condition in Lake Hamana, Japan, indicated by sedimentary photosynthetic pigments and molybdenum over the last ~250 years. *Journal of Paleolimnology*, **29**: 403-422.
- Itoh N, Tani Y, Soma Y & Soma M (2007) Accumulation of sedimentary photosynthetic pigments characterized by pyropheophorbide a and steryl chlorin esters (SCEs) in a shallow eutrophic coastal lake (Lake Hamana, Japan). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **71**: 283-300.
- Jerlov NG (1976) Marine optics. Elsevier, Amsterdam, 1-189.
- Karhunen J, Arvola L, Peura S & Tirola M (2013) Green sulphur bacteria as a component of the photosynthetic plankton community in small dimictic humic lakes with an anoxic hypolimnion. *Aquatic Microbial Ecology*, **68**: 267–272.
- Karsten U & Kühl M (1996) Das kleinste Ökosystem der Welt: die Mikrobenmatte. *Biologie in unserer Zeit*, VCH Verlagsgesellschaft, Weinheim, **26**: 16-26.
- Kirk JTO (1994) Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, 2nd Ed., 1-509.
- Kizito YS & Nauwerck A (1995) Temporal and vertical distribution of planktonic rotifers in a meromictic crater lake, Lake Nyahirya (Western Uganda). *Hydrobiologia*, **313/314**: 303-312.
- Klamt A-M (2009) Paläolimnologische und aktuelle Diatomeenanalysen zur Ermittlung des Referenz- und Istzustandes des Gültzsees (Mecklenburg-Vorpommern). Diplomarbeit, Universität Rostock, Fachbereich für Biowissenschaften, 1-115.
- Knowlton MF, Jones JR & Perkins BD (1989) A comment on “The measurement of bacterial chlorophyll and algal chlorophyll a in natural waters” (Caraco and Puccoon). *Limnology and Oceanography*, **34/7**: 1381-1382.
- Kompantseva EI, Komova AV, Rusanov II, Pimenov NV & Sorokin DY (2009) Primary production of organic matter and phototrophic communities in the soda lakes of the Kulunda steppe (Altai krai). *Microbiology*, **78/5**: 643-649.
- Konopka A (1989) Metalimnetic cyanobacteria in hard-water lakes: Buoyancy regulation and physiological state. *Limnology and Oceanography*, **34/7**: 1174-1184.
- Koschel R, Giering B, Kasprzak P, Proft G & Raidt H (1990) Changes of calcite precipitation and trophic conditions in two stratified hardwater lakes of the Baltic Lake District of the GDR. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, **24**: 140-145.
- Krey L (1985) The lakes of Lake Stechlin area: aspects of their morphometry. In: Casper SJ (Hrsg) *Lake Stechlin - a temperate oligotrophic lake*. Monographiae Biologicae Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, **58**: 29-40.

- Küster A, Schaible R & Schubert H (2000) Light acclimation of the charophyte *Lamprothamnium papulosum*. *Aquatic Botany*, **68**: 205-216.
- Larsen H (1953) On the microbiology and biochemistry of the photosynthetic green sulfur bacteria. *Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter*, **1**: 199 Seiten.
- Lauber K (2006) Schwefel-Mobilisierung bei *Acidianus ambivalens*. Dissertation, *Technische Universität Darmstadt*, Fachbereich Biologie, 1-142.
- Lauterborn R (1913) Zur Kenntnis einiger sapropelischer Schizomyceten. *Allgemeine Botanische Zeitschrift*, **19**: 97-100.
- Leavitt PR & Hodgson DA (2001) Sedimentary pigments. In: Smol JP, Birks HJB & Last WM (Hrsg) *Developments in paleoenvironmental research, Tracking environmental changes using lake sediments: terrestrial algal and siliceous indicators*. *Kluwer Academic Publishers*, Dordrecht, **3**: 295–325.
- Le Bris S, Plante-Cuny M-R & Vacelet E (1998) Characterisation of bacterial and algal pigments and breakdown products by HPLC in mixed freshwater planktonic populations. *Archiv für Hydrobiologie*, **143**: 409–434.
- Liepert AE (1997) Entwicklung des Phytoplanktons in Tageauseen der Lausitz 1995 und 1996 – Erfassung durch mikroskopische Bestimmungen und HPLC-Pigmentanalysen. In Deneke R & Nixdorf B (Hrsg), *Gewässerreport (Teil III)*, *Eigenverlag der BTU Cottbus*, **5/97**: 19-30.
- Lindholm T, Weppling K & Jensen HS (1985) Stratification and primary production in a small brackish lake studied by close-interval siphon sampling. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, **22**: 2190–2194.
- Lindholm T (1992) Ecological role of depth maxima of phytoplankton. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, **35**: 33-45.
- Lotter AF (2001) The palaeolimnology of Soppensee (Central Switzerland), as evidenced by diatom, pollen, and fossil-pigment analyses. *Journal of Paleolimnology* **25**: 65–79.
- Ludwig W, Strunk O, Westram R, Richter L, Meier H, Yadhukumar, Buchner A, Lai T, Steppi S, Jobb G, Förster W, Brettske I, Gerber S, Ginhart AW, Gross O, Grumann S, Hermann S, Jost R, König A, Liss T, Lüssmann R, May M, Nonhoff B, Reichel B, Strehlow R, Stamatakis A, Stuckmann N, Vilbig A, Lenke M, Ludwig T, Bode A & Schleifer K-H (2004) ARB: a software environment for sequence data. *Nucleic Acids Research*, **32/4**: 1363-1371.
- Mallorquí N, Arellano JB, Borrego CM & Garcia-Gil LJ (2005) Signature pigments of green sulfur bacteria in lower Pleistocene deposits from the Banyoles lacustrine area (Spain). *Journal of Paleolimnology*, **34**: 271-280.
- Mantoura RFC & Llewellyn CA (1983) The rapid determination of algal chlorophyll and carotenoid pigments and their breakdown products in natural waters by reverse-phase high-performance liquid chromatography. *Analytica Chimica Acta*, **151**: 297-314.
- Mas J & Van Gemerden H (1995) Storage products in purple and green sulfur bacteria. In: Blankenship RE, Madigan MT, Bauer CE (Hrsg) *Anoxygenic photosynthetic bacteria*. *Kluwer Academic Publishers*, Dordrecht, 973-990.
- Miracle MR & Alfonso MT (1993) Rotifer vertical distributions in a meromictic basin of Lake Banyoles (Spain). *Hydrobiologia*, **255/256**: 371-380.

- Montesinos E, Guerrero R, Abella C & Esteve I (1983) Ecology and physiology of the competition for light between *Chlorobium limicola* and *Chlorobium phaeobacteroides* in natural habitats. *Applied and Environmental Microbiology*, **46/5**: 1007-1016.
- Mothes J (1981) Die Nährstoffverteilung in Sedimenten norddeutscher Seen und Hinweise auf Austauschprozesse Sediment-Pelagial. *Hydrobiologia*, **8**, 35-46.
- Müller OF (1786) Animacula Infusoria fluviatilia et marina, quae detexit, systematice descripsit et ad vivum delineari curative ... sistit opus hoc posthumum quod cum tabulis aenis L. in lucem tradit vidua ejus nobilissima, cura Othonis Fabricii. *Hauniae*, **LVI**: 367 pp.
- Murphy J & Riley JP (1962) A modified single solution method for determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta*, **27**:31-36.
- Muylaert K, Van der Gucht K, Vloemans N, De Meester L, Gillis M & Vyverman W (2002) Relationship between bacterial community composition and bottom-up versus top-down variables in four eutrophic shallow lakes. *Applied and Environmental Microbiology*, **68/10**: 4740-4750.
- Muyzer G, De Waal EC & Uitterlinden AG (1993) Profiling of complex microbial populations by denaturing gradient gel electrophoresis analysis of polymerase chain reaction-amplified genes coding for 16S rRNA. *Applied and Environmental Microbiology*, **59/3**: 695-700.
- Nadson GA (1906) The morphology of inferior Algae II: *Chlorobium limicola* Nads, the green chlorophyll bearing microbe. *Bulletin du Jardin imperial botanique de St.-Petersbourg*, **6**: 190.
- Nicolson GL & Schmidt GL (1971) Structure of the *Chromatium* sulfur particle and its protein membrane. *Journal of Bacteriology*, **105/3**: 1142-1148.
- Nixdorf B, Hoehn E, Riedmüller U, Mischke U, Schönfelder I & Bahnwart M (2008) Anforderungen an Probenahme und Analyse der Phytoplanktonbiozönosen in Seen zur ökologischen Bewertung gemäß der EU-WRRL. In: Mischke U & Nixdorf B (Hrsg), Gewässerreport Nr. 10: „Bewertung von Seen mittels Phytoplankton zur Umsetzung der EU-Wasserrahmenrichtlinie“, *Eigenverlag der BTU Cottbus*, **2**: 147-184.
- Oelze J (1985) Analysis of bacteriochlorophylls. In: Gottschalk, G. (Hrsg) Methods in Microbiology, *Academic Press, Inc. (London) Ltd.* **18**: 257-284.
- Overmann J, Lehmann S & Pfennig N (1991) Gas vesicle formation and buoyancy regulation in *Pelodictyon phaeoclathratiforme* (Green sulfur bacteria). *Archives of Microbiology*, **157/1**: 29-37.
- Overmann J & Tuschak C (1997) Phylogeny and molecular fingerprinting of green sulfur bacteria. *Archives of Microbiology*, **167**: 302–309.
- Overmann J, Tuschak C, Fröstl JM & Sass H (1998) The ecological niche of the consortium „*Pelochromatium roseum*“. *Archives of Microbiology*, **169**: 120-128.
- Overmann J, Coolen MJL & Tuschak C (1999) Specific detection of different phylogenetic groups of chemocline bacteria based on PCR and denaturing gradient gel electrophoresis of 16S rRNA gene fragments. *Archives of Microbiology*, **172**: 83-94.
- Overmann J & Garcia-Pichel F (2006) The phototrophic way of life. In: Dworkin M, Falkow S, Rosenberg E, Schleifer K-H & Stackebrandt E (Hrsg): The Prokaryotes. Vol. 2: Ecophysiology and Biochemistry. *Springer Verlag, Heidelberg*, **2**: 32-85.
- Overmann, J (2010): Phototrophe Konsortien - Hoch entwickelte Symbiosen zwischen Prokaryoten. BIOSpektrum – Das Magazin für Biowissenschaften 4: 392-394.

- Parkin TB & Brock TD (1980 a) Photosynthetic bacterial production in lakes: The effects of light intensity. *Limnology and Oceanography*, **25/4**: 711-718.
- Parkin TB & Brock TD (1980 b) The effects of light quality on the growth of phototrophic bacteria in lakes. *Archiv für Microbiologie*, **125**: 19-27.
- Parkin TB & Brock TD (1981) The role of phototrophic bacteria in the sulfur cycle of a meromictic lake. *Limnology and Oceanography*, **26**: 880-890.
- Pernthaler A, Pernthaler J & Amann R (2002) Fluorescence *in situ* hybridization and catalyzed reporter deposition for the identification of marine bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, **68/6**: 3094-3101.
- Pettersson K, Herlitz E & Istvanovics V (1993) The role of *Gloeotrichia echinulata* in the transfer of phosphorus from sediments to water in Lake Erken. *Hydrobiologia*, **253**: 123-129.
- Pettersson K (1998) Mechanisms for internal loading of phosphorus in lakes. *Hydrobiologia*, **373/374**: 21-25.
- Pfennig N (1967) Photosynthetic bacteria. *Annual Review of Microbiology*, **21**: 285-324.
- Pfennig N & Cohen-Bazire G (1967) Some properties of the green bacterium *Pelodictyon clathratiforme*. *Archiv für Microbiologie*, **59**: 226-236.
- Pfennig N & Trüper HG (1974) The phototrophic bacteria. In: Buchanan RE & Gibbons NE (Hrsg) Bergey's manual of determinative bacteriology, 8. Ausgabe. *Williams & Wilkins*, Baltimore, S. 24-75.
- Pfennig N & Trüper HG (1983) Taxonomy of phototrophic green and purple bacteria: a review. *Annales de l'Institut Pasteur. Microbiology Institut Pasteur*, **134 B/1**: 9-20.
- Pfennig N & Trüper HG (1992) The family Chromatiaceae. In: Balows A, Trüper HG, Dworkin M, Harder W & Schleifer K-H (Hrsg) The Prokaryotes. A handbook on the biology of bacteria. Ecophysiology, isolation, identification, applications, *Springer-Verlag*, New York, 3200-3221.
- Porra RJ, Thompson WA & Kriedemann PE (1989) Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta*, **975**: 384-394.
- Pourriot R (1977) Food and feeding habits of rotifera. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, **8**: 243-260.
- Prange A, Dahl C, Trüper HG, Behnke M, Hahn J, Modrow H & Hormes J (2002) Investigation of S-H bonds in biologically important compounds by sulfur K-edge X-ray absorption spectroscopy. *The European Physical Journal D*, **20**: 589-596.
- Randsalu-Wendrup L, Conley DJ, Carstensen J, Hansson L-A, Bronmark C, Fritz SC, Choudhary P, Routh J & Hammarlund D (2014) Combining limnology and palaeolimnology to investigate recent regime shifts in a shallow, eutrophic lake. *Journal of Paleolimnology*, **51**: 437-448.
- Richter G (1998) Stoffwechselphysiologie der Pflanzen: Physiologie und Biochemie des Primär- und Sekundärstoffwechsels. *Georg Thieme Verlag*, Stuttgart, **6**: 1-583.
- Rimmer A, Ostrovsky I & Yacobi YZ (2008) Light availability for *Chlorobium phaeobacteroides* development in Lake Kinneret. *Journal of Plankton Research*, **30/7**: 765-776.

- Rohde K-H & Nehring D (1979) Ausgewählte Methoden zur Bestimmung von Inhaltsstoffen im Meer- und Brackwasser. *Geodätische Geophysikalische Veröffentlichungen*, Reihe IV, **27**: 1-68.
- Rodrigo MA, Vicente E & Miracle MR (2000) The role of light and concentration gradients in the vertical stratification and seasonal development of phototrophic bacteria in a meromictic lake. *Archiv für Hydrobiologie*, **148**: 533-548.
- Rogozin DY, Trusova MY, Khromechek EB & Degermendzhy AG (2010) Microbial community of the chemocline of the meromictic Lake Shunet (Khakassia, Russia) during summer stratification. *Microbiology*, **79/2**: 253-261.
- Romero-Viana L, Keely BJ, Camacho A, Vicente E & Miracle MR (2009) Photoautotrophic community changes in Lagunillo del Tejo (Spain) in response to lake level fluctuation: Two centuries of sedimentary pigment records. *Organic Geochemistry*, **40/3**: 376-386.
- Romero-Viana L, Keely BJ, Camacho A, Vicente E & Miracle MR (2010) Primary production in Lake La Cruz (Spain) over the last four centuries: reconstruction based on sedimentary signal of photosynthetic pigments. *Journal of Paleolimnology*, **43/4**: 771-786.
- Rosenthal A, Coutelle O & Craxton M (1993) Large-scale production of DNA sequencing templates by microtitre format PCR. *Nucleic Acids Research*, **21**: 173-174.
- Röske I, Bauer HD & Uhlmann D (1989) Nachweis phosphorspeichernder Bakterien im Belebtschlamm mittels Elektronenmikroskopie und Röntgenspektroskopie. *gwf – Wasser/Abwasser*, **130/2**: 73-75.
- Rücker J (1997) Untersuchungen zum Vorkommen phototropher Bakterien in Seen des Scharmützelseegebietes. In Deneke R & Nixdorf B (Hrsg), Gewässerreport (Teil III), *Eigenverlag der BTU Cottbus*, **5/97**: 81-98.
- Rücker J & Nixdorf B (2002) Besonderheiten der Primärproduktion in meso- bis schwach eutrophen dimiktischen Seen mit meta- und hypolimnischen Planktonmaxima. In Deneke R & Nixdorf B (Hrsg), Implementierung der EU-Wasserrahmenrichtlinie in Deutschland: Ausgewählte Bewertungsmethoden und Defizite. *BTU Cottbus Aktuelle Reihe*, **5/02**: 89-96.
- Rücker J (2004) 10 Jahre Gewässeruntersuchung im Scharmützelseegebiet - Trophie- und Phytoplanktonentwicklung 1994-2003. In Rücker J & Nixdorf B (Hrsg), Gewässerreport Nr. 8, *Eigenverlag der BTU Cottbus*, **3**: 7-24.
- Rücker J, Lippert G, Henschke I & Nixdorf B (2004) Entwicklung hydrochemischer Parameter in ausgewählten Gewässern der Scharmützelseeeregion im Winter 2002/03 unter Eis. In Rücker J & Nixdorf B (Hrsg), Gewässerreport Nr. 8. *BTU Cottbus Aktuelle Reihe*, **3/04**: 35-42.
- Sánchez O, Van Gernerden H & Mas J (1998) Acclimation of the photosynthetic response of *Chromatium vinosum* to light-limiting conditions. *Archives of Microbiology*, **170**: 405-410.
- Schanz F, Fischer-Romero C & Bachofen R (1998) Photosynthetic production and photoadaptation of phototrophic sulfur bacteria in Lake Cadagno (Switzerland). *Limnology and Oceanography*, **43**: 1262-1269.
- Schlunbaum G (1979) Untersuchungen über die Sedimentqualität in den Gewässern der Darß-Zingster-Boddenkette unter besonderer Berücksichtigung der Stoffaustauschprozesse zwischen Wasser und Sediment. Habilitationsschrift, *Universität Rostock*, Fachbereich Biologie.
- Schönborn C, Bauer HD & Röske I (2001) Stability of enhanced biological phosphorus removal and composition of polyphosphate granules. *Water Research*, **35/13**: 3190-3196.

- Schreiber U, Schliwa U & Bilger W (1986) Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research*, **10**: 51-62.
- Schreiber U (1994) New emitter-detector-cuvette assembly for measuring modulated chlorophyll fluorescence of highly diluted suspensions in conjunction with the standard PAM fluorometer. *Zeitschrift für Naturforschung C-A Journal of Biosciences*, **49c**: 646-656.
- Schubert H, Forster RM & Sagert S (1995) *In situ* measurement of state transition in cyanobacterial blooms: kinetics and extent of the state change in relation to underwater light and vertical mixing. *Marine Ecology Progress Series*, **128**: 99-108.
- Schubert H, Matthijs HCP & Mur LR (1995) In vivo assay of P700 redox changes in the cyanobacterium *Fremyella diplosiphon* and the role of cytochrome-c-oxidase in regulation of photosynthetic electron transfer. *Photosynthetica*, **31/4**: 517-527.
- Schulz E (1937) Das Farbstreifen-Sandwatt und seine Fauna, eine ökologisch-biozönotische Untersuchung an der Nordsee. *Kieler Meeresforschung*, **1**: 359-378.
- Secchi PA (1866), Relazione delle esperienze fatte a bordo della pontificia pirocorvetta l'immacolata concezione per determinare la trasparenza del mare (Report on experiments on board the papal steam corvette Immacolata Concezione to determine the transparency of the sea). In: Cialdi A (Hrsg), Sul moto ondoso del mare e su le correnti di esso specialmente su quelle littorali. Roma, *Tipografia delle belle Arti*, 258-288.
- Sekar R, Pernthaler A, Pernthaler J, Warnecke F, Posch T & Amann R (2003) An improved protocol for quantification of freshwater *Actinobacteria* by fluorescence *in situ* hybridization. *Applied and Environmental Microbiology*, **69/5**: 2928-2935.
- Selig U & Schlunbaum G (2001) Vergleichende Untersuchungen zwischen einem dimiktischen und einem polymiktischen See in MV: gelöste und partikuläre Nährstoffe im Pelagial. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge*, **9**: 47-59.
- Selig U & Schlunbaum G (2003) Characterisation and quantification of phosphorus release from profundal bottom sediments in two dimictic lakes during summer stratification. *Journal of Limnology*, **62/2**: 151-162.
- Selig U, Hübener Th, Heerkloss R & Schubert H (2004) Vertical gradient of nutrients in two dimictic lakes – influence of phototrophic sulfur bacteria on nutrient balance. *Aquatic Sciences*, **66**: 247-256.
- Selig U, Michalik M & Hübener Th (2006) Assessing P status and trophic level of two lakes by speciation of particulate phosphorus forms. *Journal of Limnology*, **65/1**: 17-26.
- Selig U, Hübener Th, Wranik C & Klamt A-M (2009) Untersuchungen der Vertikalzonierung von Primärproduzenten und Nährstoffen im Gültzsee (Mecklenburg-Vorpommern) sowie Rekonstruktion der Trophieentwicklung. *Forschungsbericht, Umweltministerium MV*, 72 Seiten.
- Skerman VBD, McGowan V & Sneath PHA (1980) Approved lists of bacterial names. *International journal of systematic bacteriology*, **30**: 225-420.
- Smith D, Scott J, Steele A, Cody G, Ohara S & Fogel M (2014) Effects of metabolism and physiology on the production of okenone and bacteriochlorophyll a in purple sulfur bacteria. *Geomicrobiology Journal*, **31/2**: 128-137.

- Sommer U (2005) Biologische Meereskunde. *Springer Verlag* ISBN 3-540-23057-2, 2.Auflage: 412 Seiten.
- Sorokin DY, Teske A, Robertson LA & Kuenen JG (1999) Anaerobic oxidation of thiosulfate to tetrathionate by obligately heterotrophic bacteria, belonging to the *Pseudomonas stutzeri* group. *FEMS Microbiology Ecology*, **30/2**: 113-123.
- Squier AH, Hodgson DA & Keely BJ (2002) Sedimentary pigments as markers for environmental change in an Antarctic lake. *Organic Geochemistry*, **33**: 1655–1665.
- Stal LJ, Van Gernerden H & Krumbein WE (1984) The simultaneous assay of chlorophyll and bacteriochlorophyll in natural microbial communities. *Journal of Microbiological Methods*, **2**: 295-306.
- Stanier RY & Smith JH (1960) The chlorophylls of green bacteria. *Biochimica et Biophysica Acta*, **41**: 478–484.
- Steenbergen CLM & Korthals HJ (1982) Distribution of phototrophic microorganisms in the anaerobic and microaerophilic strata of Lake Vechten (The Netherlands). Pigment analysis and role in primary production. *Limnology and Oceanography*, **27/5**: 883-895.
- Sugimura Y & Suzuki Y (1988) A high-temperature catalytic oxidation method for non-volatile dissolved organic carbon in seawater by direct injection of a liquid sample. *Marine Chemistry*, **24**: 105-131.
- Tank M, Thiel V & Imhoff JF (2009) Phylogenetic relationship of phototrophic purple sulfur bacteria according to *pufL* and *pufM* genes. *International Microbiology*, **12/3**: 175-185.
- Takahashi M & Ichimura S (1968) Vertical distribution and organic matter production of photosynthetic sulfur bacteria in Japanese lakes. *American Society of Limnology and Oceanography*, **13/4**: 644-655.
- Technelysium Pty Ltd (2007). [cited 2009 Oct 10]. Chromas lite version 2.01. Available from: [http://www.technelysium.com.au/chromas\\_lite.html](http://www.technelysium.com.au/chromas_lite.html).
- Thiele V & Mehl D (1995) Ökologisch begründete Sanierungskonzepte für das Gewässereinzugsgebiet der Warnow (Mecklenburg-Vorpommern). Endbericht zum BMBF-Forschungsvorhaben 0339517A, *Schriftenreihe des Landesamtes für Umwelt und Natur Mecklenburg-Vorpommern*, **2**: 1-158 und Anhang.
- Trüper HG (1976) Higher taxa of the phototrophic bacteria: *Chloroflexaceae* fam. nov., a family for the gliding, filamentous, phototrophic „green” bacteria. *International Journal of Systematic Bacteriology*, **26/1**: 74-75.
- Trüper HG and Pfennig N (1981) Characterization and identification of the anoxygenic phototrophic bacteria. In: Starr MP, Stolp H, Trüper HG, Balows A and Schlegel HG (Hrsg) *The Prokaryotes*, *Springer Verlag*, Berlin, 299-312.
- Tuschak C, Glaeser J & Overmann J (1999) Specific detection of green sulfur bacteria by *in situ*-hybridization with a fluorescently labeled oligonucleotide probe. *Archives of Microbiology*, **171**: 265-272.
- Van Gernerden H, Montesinos E, Mas J & Guerrero R (1985) Diel cycle of metabolism of phototrophic purple sulphur bacteria in lake Siso (Spain). *Limnology and Oceanography*, **30/5**: 932-943.



- Van Gernerden H & Mas J (1995) Ecology of phototrophic sulphur bacteria. In Blankenship RE, Madigan MT & Bauer CE (Hrsg) Anoxygenic photosynthetic bacteria, advances in photosynthesis, *Kluwer Academic Publishers*, Dordrecht, **2**: 49-85.
- Van Niel CB (1931) On the morphology and physiology of the purple and green sulfur bacteria. *Archives of Microbiology*, **3**: 1-112.
- Van Niel CB (1936): On the metabolism of the *Thiorhodaceae*. *Archives of Microbiology*, **7**: 323-358.
- Van Niel CB (1954) The chemoautotrophic and photosynthetic bacteria. *Annual Review of Microbiology*, **8**: 105-132.
- Van Rompaey A, Krasa J, Dostal T & Govers G (2003) Modelling sediment supply to rivers and reservoirs in Eastern Europe during and after the collectivisation period. *Hydrobiologia*, **494**: 169–176.
- Vila X & Abella CA (1994) Effects of light quality on the physiology and the ecology of planktonic green sulphur bacteria in lakes. *Photosynthesis Research*, **41**: 53-65.
- Vila X, Abella CA, Figueras JB & Hurley JP (1998) Vertical models of phototrophic bacterial distribution in the metalimnetic microbial communities of several freshwater North-American kettle lakes. *FEMS Microbiology Ecology*, **25/3**: 287-299.
- Vila X, Cristina XP, Abella CA & Hurley JP (1999) Effects of light quality on the composition and dynamics of metalimnetic communities of phototrophic bacteria in freshwater North-American lakes. *Journal of Applied Microbiology*, **85/S1**: 138–150.
- Vila X & Abella CA (2001) Light-harvesting adaptations of planktonic phototrophic micro-organisms to different light quality conditions. *Hydrobiologia*, **452**: 15-30.
- Vogl K, Glaeser J, Pfannes KR, Wanner G & Overmann J (2006) *Chlorobium chlorochromatii* sp. nov., a symbiotic green sulfur bacterium isolated from the phototrophic consortium “*Chlorochromatium aggregatum*”. *Archives of Microbiology*, **185**: 363-372.
- Vogl K, Wenter R, Dreßen M, Schlickerrieder M, Plöschner M, Eichacker L & Overmann J (2008) Identification and analysis of four candidate symbiosis genes from „*Chlorochromatium aggregatum*“, a highly developed bacterial symbiosis. *Environmental Microbiology*, **10/10**: 2842–2856.
- Von Oeynhausen U (1903) Geschichte des ritterschaftlichen Gutes Dobbin. *Druck der Bärensprung-schen Hofbuchdruckerei*, Schwerin.
- Wallner G, Amann R & Beisker W (1993) Optimizing fluorescent *in situ* hybridization with rRNA-targeted oligonucleotide probes for flow cytometric identification of microorganisms. *Cytometry*, **14**: 136-143.
- Walsby AE (1997) Numerical integration of phytoplankton photosynthesis through time and depth in a water column. *New Phytologist*, **136/2**: 189-209.
- Warming E (1875) Om nogle ved Danmarks kyster levende bakterier. *Videnskabelige meddelelser fra Dansk naturhistorisk forening i Kjøbenhavn*, **20-28**-116.
- Weidemann K (1999) Zur Wald-, Forst- und Siedlungsgeschichte des Naturparks Nossentiner/Schwinzer Heide. Aus Kultur und Wissenschaft: Schriftenreihe des Landesamtes für Forsten und Großschutzgebiete M/V. *Förderverein Naturpark Nossentiner/Schwinzer Heide e.V.*, Heft 1.

- Winogradsky SN (1887) Über Schwefelbakterien. *Botanische Zeitung*, **45**: 489-508.
- Winogradsky SN (1888) Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bakterien, Heft 1: Zur Morphologie und Physiologie der Schwefelbakterien. *Arthur Felix, Leipzig*, 1-120.
- Wirth SB, Gilli A, Niemann H, Dahl TW, Ravasi D, Sax N, Hamann Y, Peduzzi R, Peduzzi S, Tonolla M, Lehmann MF, Anselmetti FS (2013) Combining sedimentological, trace metal (Mn, Mo) and molecular evidence for reconstructing past water-column redox conditions: The example of meromictic Lake Cadagno (Swiss Alps). *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **120**: 220–238.
- Witte K, Wölfel J & Karsten U (2004) Das Vorkommen mikrobieller Matten an der Deutschen Ostseeküste und die saisonale Sukzession in Mikrobennatten am Beispiel des Windwatts „Großer Werder“. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge*, **12**: 61-70.
- Woese CR, Debrunner-Vossbrinck B, Oyaizu H, Stackebrandt E & Ludwig W (1985) Gram-positive bacteria: possible photosynthetic ancestry. *Science*, **229**: 762-765.
- Woese CR (1987) Bacterial evolution. *Microbiological Reviews*, **51/2**: 221-271.
- Wolin JA & Duthie H (1999) Diatoms as indicator of water level change in freshwater lakes. In: Stoermer EF & Smol JP (Hrsg). The diatoms: application for the environmental and earth sciences. *Cambridge University Press*, Cambridge, 183-202.
- Zink K-G, Leythaeuser D, Melkonian M & Sckwark L (2001) Temperature dependency of long-chain alkenone distributions in Recent to fossil limnic sediments and in lake waters. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **65/2**: 253–265.
- Züllig H & Rheineck SG (1985) Pigmente phototropher Bakterien in Seesedimenten und ihre Bedeutung für die Seenforschung. *Aquatic Sciences – Research Across Boundaries*, **47/2**: 87–126.

## Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich für die Unterstützung aller Personen herzlich bedanken, die im Wesentlichen zum Gelingen dieser Arbeit beitrugen.

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. Hendrik Schubert als Leiter des Lehrstuhls Ökologie der Universität Rostock für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes, die Betreuung und die Hilfsbereitschaft bei den Lichtmessungen sowie der Interpretation gewonnener Daten.

Herzlich bedanken möchte ich mich bei Herrn PD Dr. Uwe Selig, welcher den Anstoß für diese Arbeit gab und das Grundgerüst legte. Er begleitete mich mit viel Geduld über die Zeit von Probennahmen, Laborarbeit sowie dem Schreiben der Dissertation und stand mir zu jedem Moment bei jeglichen Problemen mit Rat & Tat zur Seite. Er eröffnete mir zudem wichtige, hilfreiche Kontakte und gab kritische Anregungen im Laufe dieser Arbeit.

Bei der Einarbeitung in die molekularbiologischen Methoden standen mir die Kollegen aus der Arbeitsgruppe - Sektion Mikrobiologie - von der Ludwig-Maximilians-Universität in München hilfreich zur Seite. Besonderer Dank gilt dem ehemaligen Leiter Prof. Dr. Jörg Overmann und dem damaligen Mitarbeiter Herrn Dr. Roland Wenter für seine Hilfe bei Problemen und der Interpretation von Daten.

Den Kollegen im Leibniz-Institut für Ostseeforschung Warnemünde (IOW) sowie den Kollegen des Leibniz-Instituts für Gewässerökologie und Binnenfischerei (IGB) in Neuglobsow (Abteilung Limnologie geschichteter Seen) möchte ich danken für die Unterstützung bei den DGGE-Untersuchungen. In diesem Zuge ist ebenfalls Herrn PD Dr. Hans-Peter Grossart für die erfolgreiche Zusammenarbeit mit dem IGB-Neuglobsow zu danken sowie Herrn Stefan Rösel für seine hilfsbereite Unterstützung bei der Probennahme im Dagowsee.

Für die Durchführung der Sequenzierung und die Hilfsbereitschaft bei der Auswertung der gewonnenen Daten ist insbesondere Frau Dr. Claudia Dziallas (IGB-Neuglobsow) sowie den Kollegen der Tierphysiologie (Universität Rostock) Dr. Ralf Bastrop und Dr. Lukas Krebs zu danken.

Mein Dank geht auch an Herrn Dr. D. Babenzien (ehemaliger Mitarbeiter des IGB-Neuglobsow) für das bereitwillige Gespräch hinsichtlich seiner Erfahrungen mit phototrophen Schwefelbakterien sowie der Bereitstellung zahlreicher Unterlagen und dem Versuch der Artbestimmung am Mikroskop.

Dr. Thomas Leipe und seine Kollegen vom Leibniz-Institut für Ostseeforschung untersuchten die Metallkonzentrationen im Sediment mittels ICP Analytik. Für diese Analyse und die hilfreichen Kommentare bei der Interpretation der gewonnen Daten ist Ihnen zu danken.

Herzlich bedanken möchte ich mich bei der Deutschen Bundesstiftung Umwelt (DBU) für die Finanzierung dieser Arbeit.

Dem Ministerium für Landwirtschaft, Umwelt und Verbraucherschutz ist für die finanzielle Unterstützung bei der Beprobung des Gültzsees und für die Bereitstellung von Datenmaterial zu den Seen zu danken.

Herrn Koch von der Naturparkverwaltung Nossentiner Schwinzer Heide gilt großer Dank, da er eine Beprobung des Gültzsees überhaupt ermöglichte und diverse Unterlagen zur Verfügung stellte.

Für die erfolgreiche Zusammenarbeit, die Bereitstellung von Datenmaterial, die Unterstützung bei der Beprobung des Gültzsees sowie die Aufarbeitung des Datenmaterials möchte ich mich bei Herrn Dr. Thomas Hübener, Herrn Dr. Mirko Dreßler und Frau Dipl.-Biol. Anna-Marie Klamt bedanken.

Ein großer Dank geht an meine Arbeitskollegen des Lehrstuhls Ökologie, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben. Ich habe das nette Arbeitsklima und die große Hilfsbereitschaft sehr geschätzt.

Für die Unterstützung bei der Probennahme und der Probenaufarbeitung im Labor danke ich besonders Claudia Lott und Birgit Martin. Letztere danke ich ebenfalls für die zahlreichen Zählungen am Mikroskop. Gerda Hinrich unterstützte mich bei der Bearbeitung der Sedimentchemie und der Zooplanktonproben/-daten. Für diese Aufarbeitung möchte ich mich bedanken.

Mein Dank geht auch an Ferdinand Brzezinski, Dr. Tim Steinhardt und Dr. Ronny Marquardt, für Ihre Beteiligung an diversen Probennahmen.

Für die Einarbeitung in die HPLC-Technik und der Hilfsbereitschaft bei der Auswertung der anschließenden Pigmentanalyse möchte ich Herrn Dr. Arne Schoor meinen Dank aussprechen.

Franziska Schade möchte ich für Ihre Arbeiten als studentische Hilfskraft danken, wodurch sie für mich eine große Unterstützung im Labor war.

Auch an alle Mitarbeiter der Arbeitsgruppe Angewandte Ökologie geht der Dank, welche mit Ihrer Unterstützung zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben.

Grundlegende Informationen zu den Eisdaten erhielt ich freundlicherweise vom Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie Hamburg, Rostock (BSH) – Eisdienst. Dr. Henning Baudler (ehemaliger Leiter der Biologischen Station Zingst) danke ich in diesem Zuge für die Kontaktvermittlung und die Bereitstellung von Daten.

Für die Weitergabe ihrer Erfahrungen in puncto Molekularbiologie, die Hilfe bei der Korrektur dieses Themenbereichs und für die seelische Unterstützung danke ich meiner Freundin Petra.

Herzlich danken möchte ich ebenfalls meiner Freundin Conny für die nette Zusammenarbeit und die zahlreichen konstruktiven Stunden in unserem gemeinsamen Büro.

Meinem guten Freund Denny danke ich für seine hilfsbereite und seelische Unterstützung sowie für die nützlichen Tipps und die Hilfe bei der Korrektur.

Ein besonderes Dankeschön gilt meinen Eltern, meinem Mann Henning und meinen Freunden, welche mich immer unterstützt und sich immer für mich Zeit genommen haben.

Auch allen Personen, welche nicht namentlich genannt sind, sich aber ihrer Hilfe an dieser Arbeit bewusst sind, möchte ich auf diesem Weg meinen Dank aussprechen.

## Erklärung

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Dissertation selbstständig und ohne fremde Hilfe angefertigt habe. In diesem Zuge habe ich keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet und die aus den verwendeten Werken inhaltlich und/oder wörtlich entnommenen Stellen als solche kenntlich gemacht.

Des Weiteren erkläre ich, dass ich mich zuvor weder an der Universität Rostock noch an einer anderen Universität um den Doktorgrad beworben habe. Die vorliegende Arbeit wurde zudem bisher bei keiner anderen Prüfungsbehörde vorgelegt oder veröffentlicht.

Rostock, im August 2014

Claudia Wranik

## Publikationsliste

### Veröffentlichungen

- Bischoff-Lang AA, **Wranik CM**, Augustin CB & Palm HW (2012) Aquaculture In Germany-Varied Researchers help drive Industry Advances. *Global Aquaculture Advocate*, 42-45.
- Wranik C** & Selig U (2010) Vergleich phototropher Lebensgemeinschaften im Hypolimnion dimiktischer Seen in Norddeutschland. *Tagungsband der Deutschen Gesellschaft für Limnologie*, Jahrestagung 2009 in Oldenburg, 58-62.
- Wranik C** & Selig U (2008) Paläolimnische Studien an dimiktischen Seen in Norddeutschland – Trophierekonstruktion anhand von Pigmentuntersuchungen. *Tagungsband der Deutschen Gesellschaft für Limnologie*, Jahrestagung 2007 in Münster: 121-124.
- Wranik C** (2005) Überprüfung des chaotischen Verhaltens von Planktongemeinschaften anhand der Entwicklung von parallel angesetzten Chemostaten. Diplomarbeit, *Universität Rostock*, Fachbereich für Biowissenschaften, 1-167 Seiten.

### Poster

- Wranik CM**, Bischoff-Lang AA, Augustin CB, Kubitz M, Trabitsh U-S & Palm HW (2013) Entwicklung eines Zooplankton-Reaktors zur Unterstützung der Fischlarvenaufzucht in Mecklenburg-Vorpommern – experimentelle Untersuchungen zur Entwicklung von Zanderlarven. *Forschung trifft Forschung*, 2. Forschungscamp im Konrad-Zuse-Haus, Rostock (Deutschland).
- Bischoff-Lang A, **Wranik C**, Augustin C & Mann G (2012) Entwicklung eines Zooplankton-Reaktors zur Unterstützung der Fischlarvenaufzucht in Mecklenburg-Vorpommern (MV). *Lange Nacht der Wissenschaften*, Rostock (Deutschland).
- Wranik C**, Schoor A, Nowak P, Marquardt R, Möhring J, Reuter N, Wagner A & Selig U (2011) Influence of macrophytes on phosphorus pools and productivity in a shallow bay of the Darß-Zingst Bodden chain. *Baltic Sea Science Conference*, St. Petersburg (Russland).
- Wranik C** & Selig U (2009) Vergleich phototropher Lebensgemeinschaften im Hypolimnion dimiktischer Seen in Norddeutschland.. *Deutsche Gesellschaft für Limnologie*, Jahrestagung 2009, Oldenburg (Deutschland).
- Wranik C** & Selig U (2007) Paläolimnische Studien an dimiktischen Seen in Norddeutschland – Trophierekonstruktion anhand von Pigmentuntersuchungen. *Deutsche Gesellschaft für Limnologie*, Jahrestagung 2007, Münster (Deutschland).
- Wranik C** & Heerkloss R (2007) Development of parallels of zooplankton as a test for chaotic mechanisms in plankton communities. *Baltic Sea Science Conference*, Rostock (Deutschland).

### Vorträge

- Bischoff-Lang A, Augustin C, **Wranik C** & Kubitz M (2013) Aquaculture of planktonic organisms – one example of the current research, the copepod reactor project. International Sommer Course „Aquaculture in the Baltic Sea Region“, *Universität Rostock*, Lehrstuhl für Aquakultur & Sea-Ranching.
- Wranik C**, Schubert H & Selig U (2010) Die ökologische Rolle phototropher Schwefelbakterien in dimiktischen Seen. Vortrag im Zuge des DGL-Posterpreises 2009, Forschungskolloquium am IGB-Neuglobsow, Deutschland (27.01.2010).

- Wranik C** (2010) Die ökologische Rolle phototropher Schwefelbakterien in dimiktischen Seen. Forschungsseminar Ökologie, Angewandte Ökologie & Meeresbiologie, *Universität Rostock*, Fachbereich für Biowissenschaften (21.01.2010).
- Wranik C** (2009) Bewertung dimiktischer Seen – Die ökologische Rolle phototropher Schwefelbakterien. *DBU-Seminar*, Vilm, Deutschland (17.03.2009).
- Selig U & **Wranik C** (2008) Untersuchung phototropher Schwefelbakteriengemeinschaften in zwei Seen Norddeutschlands – Lebensgemeinschaften im Hypolimnion dimiktischer Seen. *Deutsche Gesellschaft für Limnologie*, Jahrestagung 2008, Konstanz (Deutschland).
- Wranik C** (2008) Bewertung dimiktischer Seen – Die ökologische Rolle phototropher Schwefelbakterien. Forschungsseminar Ökologie, Angewandte Ökologie & Meeresbiologie, *Universität Rostock*, Fachbereich für Biowissenschaften (12.06.2008).
- Wranik C** (2008) Bewertung dimiktischer Seen – Die ökologische Rolle phototropher Schwefelbakterien. *DBU-Seminar*, Lenzen, Deutschland (27.05.2008).
- Wranik C** (2007) Seenmanagement dimiktischer Seen – Die ökologische Rolle phototropher Schwefelbakterien. Forschungsseminar Ökologie, Angewandte Ökologie & Meeresbiologie, *Universität Rostock*, Fachbereich für Biowissenschaften (28.06.2007).
- Wranik C** (2007) Seenmanagement dimiktischer Seen – Die ökologische Rolle phototropher Schwefelbakterien. *DBU-Seminar* Kloster Volkenroda, Deutschland (14.06.2007).
- Wranik C** (2005) Überprüfung des chaotischen Verhaltens von Planktongemeinschaften anhand der Entwicklung von parallel angesetzten Chemostaten. Verteidigung der Diplomarbeit am 30.06.2005, *Universität Rostock*, Fachbereich für Biowissenschaften.

### Forschungsberichte

- Wranik C**, Selig U & Schoor A (2010) Restaurierung der Darß-Zingster Boddenkette Freisetzung von Phosphor aus schlickigen Sedimenten - Einfluss des Makrophytenbewuchses. *Bericht zum Forschungsvorhaben des Landesamtes für Umwelt, Naturschutz und Geologie (LUNG) Mecklenburg-Vorpommern*, 65 Seiten.
- Wranik C** (2009) Neue Ansätze zur Bewertung dimiktischer Seen – ökologische Rolle phototropher Schwefelbakterien und Nutzung natürlicher Potentiale bei der Sanierung von Gewässern. *Endbericht für die Deutsche Bundesstiftung Umwelt (DBU) in Oldenburg*, 29 Seiten.
- Selig U, Hübener Th, **Wranik C** & Klamt A-M (2009): Untersuchungen der Vertikalzonierung von Primärproduzenten und Nährstoffen im Gültzsee (Mecklenburg-Vorpommern) sowie Rekonstruktion der Trophieentwicklung. Unveröffentlichter Forschungsbericht iA. des *Umweltministeriums MV*, 72 Seiten.